Zur Kenntniss des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung

von

A. Wagner,

Assistent am botanischen Institute der k. k. Universität zu Innsbruck.

(Mit 2 Tafeln.)

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung, zu welcher ich durch Herrn Professor Dr. Heinricher angeregt wurde, hatte sich die Aufgabe gestellt, zu ermitteln, ob bestimmte anatomische Merkmale und Eigenthümlichkeiten im Blattbau unserer Alpenpflanzen zu finden seien, welche als durch die herrschenden klimatischen und Standortsbedingungen hervorgerufen angesprochen werden könnten. Die Fragestellung musste dabei eine doppelte sein: einmal, ob Verschiedenheiten zwischen Exemplaren derselben Species bei hohem und tiefem Standorte vorhanden seien und dann, ob sich Merkmale finden liessen, welche den Blättern der Alpenpflanzen ganz allgemein gegenüber denen der Niederung ein besonderes Gepräge verliehen. Es gelangten daher auch viele Formen zur Untersuchung, bei welchen mir keine Vergleichsexemplare von verschiedenen Standorten zur Verfügung standen und benützte ich dabei Pflanzen sowohl von natürlichen hohen und niedrigen Regionen, als auch solche, welche dem hiesigen botanischen Garten entstammten. Letztere waren besonders für die Frage von Bedeutung, ob der Einfluss des alpinen Klimas ein nachhaltiger sei, d. h. ob gewisse, etwa vorhandene anatomische Charaktere schon erblich fixirt seien und auch an nicht alpinen Standorten, wenigstens in den ersten Jahren der Cultur, zur Ausbildung gelangten. Da hauptsächlich

von den stark besonnten Regionen der Alpen ein besonderer Einfluss auf den Blattbau zu erwarten war, so wurden nur Sonnenpflanzen in die Untersuchung mit einbezogen, und selbstverständlich auch von den Exemplaren aus dem Thale oder aus dem botanischen Garten nur die einer starken Insolation ausgesetzten beachtet. Nur auf diese Weise konnte natürlich ein Urtheil über etwaige specifische Einflüsse des alpinen Klimas gewonnen werden.

Wie die eingefügten Tabellen zeigen, wurden der Hauptsache nach typische Alpenpflanzen zur Untersuchung gewählt. Dieselben gehören ohne Ausnahme den Dicotyledonen an und ist dies bei dem, im Folgenden Mitgetheilten festzuhalten. Auch will ich gleich im Vorhinein bemerken, dass durchaus nicht behauptet werden soll, dass alle angeführten anatomischen Details gerade so und nicht auch anders bei Wiederholung der Untersuchung gefunden werden müssten. Da ich keineswegs von allen Species mehrere Vergleichsexemplare zur Verfügung hatte, so kann leicht ein oder die andere Thatsache nur Folge individueller Verschiedenheit sein. Es wird daher auf die allgemein durchleuchtenden Verhältnisse und das im Allgemeinen gewonnene Bild von dem Blattbaue der Alpenpflanzen mehr Gewicht zu legen sein, als auf die subtileren Einzelheiten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. Heinricher für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse, für seine vielseitigen Rathschläge und Anregungen, sowie für die gütigst gestattete Benützung der Bibliothek und der Pflanzen der hiesigen Alpenanlage, auch an dieser Stelle meinen ergebensten und aufrichtigsten Dank auszusprechen. Dessgleichen bin ich Herrn Professor Dr. J. Pernter, welcher mich bei den meteorologischen Fragen in entgegenkommendster Weise mit Rath und Literatur unterstützte, zu grossem Danke verpflichtet.

I. Theil.

Anatomische Ergebnisse.

Es haben in neuerer Zeit zwei Forscher sich direct die Frage gestellt, welcher Art der Einfluss sei, den das Klima

unserer Alpen auf die Pflanze überhaupt, vor allem aber auf die anatomische Structur der Laubblätter ausübe. — Bonnier hat dies in mehreren kleinen Mittheilungen[1] erörtert und Leist in einer Arbeit: »Über den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter«.[2] Die genannten Untersuchungen waren schon aus dem Grunde für mich von hohem Interesse, als die Resultate, welche aus ihnen entspringen, einander geradezu entgegengesetzt sind. — Bonnier legte zur Durchführung seiner Untersuchungen Versuchsgärten in verschiedenen Höhen (in den Alpen und Pyrenäen) an. In den hohen und tiefen Stationen wurden nur Pflanzen derselben Art, und zwar unter Anwendung derselben Bodenart, wie sie sich in der höheren Station fand, cultivirt, um die eventuell auftretenden Veränderungen nur mehr den klimatischen Eigenthümlichkeiten der jeweiligen Standorte zuschreiben zu können. Dabei ergab sich nun, dass bezüglich der äusseren Gestalt die Pflanzen im Allgemeinen eine Verringerung ihrer Grösse, einen mehr minder weit gehenden Nanismus zeigen, wenn sie in alpinen Regionen wachsen. Die wichtigste Veränderung erleiden jedoch die Blätter, indem sie an Dicke und Intensität der Farbe zunehmen. Diese Erhöhung des Dickendurchmessers findet aber darin ihre Erklärung, dass das Palissadengewebe der in höheren Gegenden cultivirten Pflanzen eine oft beträchtlich vermehrte Ausbildung erfährt, sowohl in der Grösse der einzelnen Elemente, als auch in der Zahl der Lagen. Diejenigen Gewebe, welche dem Pflanzenkörper Schutz gegen die schädlichen Einwirkungen der Aussenwelt verleihen, also Kork, Epidermis etc. finden nach Bonnier gleichfalls eine stärkere Entwicklung. Im Wesentlichen zu ganz anderen Behauptungen gelangt Leist. Letzterer findet, dass mit der Standortshöhe die Dicke der Blätter abnimmt, dagegen häufig eine Vergrösserung der Flächen-

[1] „Cultures expérimentales dans les hautes altitudes“ und „Influence des hautes altitudes sur les fonctions des végétaux“ in Comptes rend. de l'Acad. d. scienc. 1890. „Étude expérimentale sur l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des Plantes“ in Bulletin de la société botanique de France 1888, p. 436.

[2] Mittheilungen der naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1889.

ausdehnung stattfindet. Dem Einwande, dass in der alpinen Flora dickblätterige Formen viel häufiger zu finden seien, begegnet er mit der Erwiderung, dass zwar allerdings die alpine Region reich an solchen Gewächsen sei, dass jedoch ein und dieselbe Pflanze an höheren Standorten dünnere Blätter ausbilde. Auch bezüglich der anatomischen Structur stehen seine Ergebnisse in directem Widerspruch mit den Angaben Bonnier's. Leist gelangt zu dem, wie er selbst sagt, »überraschenden« Resultate, dass die an freien, stark besonnten Standorten der alpinen Region wachsenden Pflanzen im Baue ihrer Blätter übereinstimmen mit den Schattenpflanzen der Ebene: Die Palissadenbildung schwindet mehr und mehr mit zunehmender Seehöhe und in gleichem Masse tritt eine vermehrte Ausbildung der Intercellularräume auf, so dass Blätter, welche an sonnigen Stellen der Ebene wachsen, vielleicht reich an Palissaden und relativ arm an Intercellularen sind, an ebenso sonnigen alpinen Standorten aber ihren Palissadenreichthum einbüssen und ausserdem in ihrem ganzen Mesophyll ein sehr lockeres Gefüge zeigen, mit einem Worte, dass sie ganz jenen Typus an sich tragen, den man als charakteristisch für die sogenannten Schattenblätter beschrieben hat. Nur in einer Beziehung weichen sie von diesen ab: die Epidermis und namentlich die Cuticula erfährt eine gesteigerte Ausbildung mit der Höhe, ein Ergebniss, allerdings das einzige, welches sich mit dem von Bonnier aufgestellten deckt.

Diese beiden Ansichten über die Veränderungen des Blattbaues in der Höhe können nun schwerlich in ihrem vollen Umfange nebeneinander Giltigkeit haben, wenn man nicht annehmen will, dass einzelne Gebiete der Alpen der Vegetation ganz und gar verschiedene Lebensbedingungen gewähren, so dass auf dem einen Berggipfel die Blätter den Charakter der Sonnenpflanzen, auf einem anderen den der Schattenpflanzen an sich trügen. Da diese Verschiedenheiten der klimatischen Verhältnisse aber sehr bedeutende sein müssten, so ist einleuchtend, dass, da für dieselben keine hinreichenden Gründe vorhanden zu sein scheinen, man zunächst die Annahme einer derartigen Möglichkeit von sich weist. Von vorneherein haben die Behauptungen Bonnier's den Vortheil grosser Wahrscheinlichkeit

für sich. Denn, nachdem zahlreiche Arbeiten den hohen Einfluss der Lichtintensität auf die Ausbildung der Assimilationsgewebe, sei er nun directer oder indirecter Natur, bewiesen haben, muss es nothwendig befremden, dass in den Alpen, wo die Insolation aus mehreren Gründen eine erhöhte ist, diese nicht nur eine gleichfalls erhöhte, sondern überhaupt alle specifische Wirkung verlieren, dass im Gegentheil je mehr die Beleuchtung zunimmt, desto mehr die Ausbildung des Assimilationsgewebes unterbleiben soll.

Eine eigentliche Erklärung oder Begründung dieser, bezüglich des Palissadengewebes beobachteten, Thatsachen hat Bonnier in den genannten Mittheilungen nicht zu geben versucht. Er gibt nur nebenbei einmal zu, dass die Zunahme der Lichtintensität auch von Einfluss sein dürfte. Er betont hauptsächlich, dass durch diesen vollkommeneren Bau des Assimilationssystems eine höhere Assimilationsthätigkeit und damit für die Pflanze die Möglichkeit erreicht werde, bei kurzer Vegetationszeit in den unterirdischen Organen eine relativ bedeutende Menge von Reservestoffen aufzuspeichern. Aber gerade diese Thatsache bleibt durch die Beobachtungen, welche Leist uns mittheilt, unaufgeklärt, ja wird geradezu unverständlich. Einerseits wissen wir, dass die Alpenpflanzen nur eine kurze Vegetationsdauer haben und soll nach Bonnier eine sehr energische Vegetationsthätigkeit stattfinden, andererseits spricht Leist von einer starken Reduction des Assimilationssystems — wie soll man diese Thatsachen miteinander in Verbindung bringen? Und es ist ja bekannt, dass in den wirklich alpinen Regionen einjährige Gewächse selten sind und die überwinternden das Hauptcontingent der Flora liefern, also Pflanzen, welche nicht nur ihre assimilatorische Thätigkeit derart zu vermehren haben, dass in einer sehr kurzen Zeit der ganze Entwicklungsverlauf bis zur Samenreife vollendet werden kann, sondern welche auch Reservestoffe anlegen, also schon für die nächste Vegetationsperiode vorzusorgen haben. Allerdings scheint Leist vor Allem die Frage vor Augen gehabt zu haben, in welcher Weise Thalpflanzen an alpinen Standorten verändert werden; aber erstens muss man sich dabei hüten, nicht Folgen eines ungewohnten und daher schädlichen Klimas

mit den Einflüssen desselben auf eine indigene und demselben angepasste Flora zu verwechseln, und zweitens hat Leist immerhin auch typische Alpenpflanzen herbeigezogen und die von ihm gefundenen Resultate ganz allgemein für die alpinen Gewächse überhaupt ausgesprochen. Endlich hat auch Bonnier mit Pflanzen experimentirt, die in ihrem natürlichen Vorkommen durchaus nicht auf alpine Regionen beschränkt sind, und dennoch ist er auch hier zu ganz anderen Resultaten gelangt.

Es war daher für mich von grossem Interesse, zu verfolgen, welcher von beiden genannten Ansichten die in der alpinen Flora unserer Gegend herrschenden Verhältnisse Recht geben würden.

Da ich glaubte, von einer rein descriptiven Aufzählung der untersuchten Arten absehen zu sollen, so will ich im Folgenden zunächst die in Betracht kommenden Gewebesysteme der Reihe nach kurz besprechen.

1. Das Assimilationssystem.

Bezüglich der Entwicklung desselben, unter Einwirkung höheren Standortes und alpinen Klimas, will ich, um gleich in medias res zu führen, schon hier bemerken, dass meine Beobachtungen sich grösstentheils mit den oben genannten Bonnier's decken, während ich die Angaben Leist's, wenigstens für die von mir herangezogenen Gebiete,[1] als nicht zutreffend bezeichnen muss. Allerdings konnte ich keine Regel ausfindig machen, welche etwa allgemein giltig wäre; es finden sich Fälle, die mit den allgemeinen Vorkommnissen in Widerspruch zu stehen scheinen. Wir werden uns daher begnügen müssen, gewisse Veränderungen als besonders häufig und in diesem Sinne charakteristisch für die alpine Flora hervorzuheben, ohne damit

[1] Die untersuchten Species stammten von vier verschiedenen Gebieten:
1) Südabhang der nördlichen Kalkalpen (gleich nördlich von Innsbruck) gegen die „Frau Hütt“. Bis zu 1600 *m*.
2) Süd- und Nordabhang und Spitze des „Blaser“ (südlich von Innsbruck bei Matrei). Bis zu 2200 *m*.
3) Vennathal am Brennerpass bis zu 2200 *m*.
4) Seisseralpe (2200), Schlern (2500) und „Rosengarten“ (2800) südlich von Bozen in Südtirol.

sagen zu wollen, dass nicht auch das gerade Gegentheil vorkommen könne. Mit diesem Vorbehalte und dieser Beschränkung kann ich, soweit es sich um meine eigenen Beobachtungen handelt, mit grosser Bestimmtheit sagen, dass bei derselben Pflanze an hohem Standorte (volle Besonnung vorausgesezt) das Assimilationsgewebe im Allgemeinen eine entschiedene, oft erhebliche, Förderung erfährt, gegenüber seiner Ausbildung in der Niederung.

Ausserdem aber verschafften mir die Untersuchungen einer grösseren Zahl von Arten von bloss einem, und zwar natürlichen, hohen Standorte die Überzeugung, dass im Allgemeinen überhaupt das Palissadengewebe in der Höhe eine nichts weniger, als geschwächte Ausbildung zeige. Fälle von unterdrückter Palissadenbildung scheinen sehr beschränkt zu sein.

Es finden sich bei den Alpenpflanzen alle Abstufungen des Baues im Mesophyll, von der typisch dorsiventralen, bis zur vollkommen isolateralen Form. Von den dorsiventralen Blättern besitzt ein, allerdings nicht kleiner Bruchtheil typisch verzweigtes Schwammgewebe, bei einem anderen Theile jedoch finden sich in der, noch deutlich geschiedenen, unteren Mesophyllhälfte nur mehr rundliche, oft sogar schon palissadenartig gestreckte Elemente vor, welche dann meist noch ein sehr lockeres Gefüge zeigen; oder in anderen Fällen finden sich zwar Aussackungen an den Schwammgewebezellen, dieselben sind aber so kurz und breit, und schliessen die Zellen im Übrigen so fest aneinander, dass die Intercellularen sehr herabgedrückt erscheinen. Bei den isolateralen Blättern fehlt das Schwammgewebe entweder vollständig, oder es finden sich in der Mitte noch eine oder mehrere Schichten desselben; die Zellen sind aber dann meist von mehr rundlich-polyëdrischer Gestalt und dürfte hier die transpiratorische Function des Schwammgewebes wohl von geringerer Bedeutung sein, vielmehr die Stoffleitung in erster Linie in Betracht kommen. Auch bei jenen Modificationen des Blattbaues, welche ich als Übergangsformen bezeichnen möchte, fehlt typisches Schwammparenchym oft gänzlich. Sie können daher nicht mehr als dorsiventral im gewöhnlichen Sinne angesprochen werden, da

häufig auf der Unterseite oder schon durch die ganze Blattdicke Palissaden auftreten und die Oberseite nur entweder durch grössere Länge, oder dichtere Anordnung der Palissaden gekennzeichnet ist.

Ich lasse nun eine Tabelle folgen, welche zeigen mag, wie sich ungefähr die untersuchten Arten auf die genannten Typen der Mesophyllstructur vertheilen.

Tabelle I.

Bau des Mesophylls.

A. Dorsiventral			B.	C.
a) Schwammgewebe aus typisch verzweigten Zellen bestehend	*b)* Schwammgewebe aus rundlichen oder polyëdrischen Zellen gebildet	*c)* Mehr minder starke Palissadenbildung in der untersten Mesophyll-Lage	Übergangsformen	Isolateral (oder sehr angenähert)
Lychnis alpina	*Moehringia muscosa*	*Polygonum viviparum*	*Arenaria abietina*	*Arenaria Arduini*
Silene quadrifida	*Draba turgida*	*Cherleria sedoides*	*Alsine verna*	*Gypsophila repens*
Ranunculus glacialis	*Arabis rosea*	*Cerastium arvense*	*Alsine austriaca*	*Helianthemum alpestre*
— *alpestris*	— *alpina*	*Ranunculus parnassi-*	*Dianthus alpinus*	*Linum catharticum*
— *pigmaeus*	*Hutchinsia alpina*	*folius*	*Ranunculus Seguieri*	*Oxytropis Halleri*
— *rutaefolius*	*Androsace Hausmanni*	*Arabis bellidifolia*	*Petrocallis pyrenaica*	— *sordida*
Anemone alpina	*Veronica saxatilis*	*Daphne striata*	*Aethionema saxatile*	*Anthyllis vulneraria*
Empetrum nigrum	*Globularia nudicaulis*	*Androsace sarmentosa*	*Saxifraga moschata*	*Plantago alpina*
Polygala amara	*Valeriana saliunca*	*Senecio incanus*	*Hippocrepis comosa*	*Globularia cordifolia*
Saxifraga nivalis	*Campanula Morelliana*	*Leontopodium alpinum*	*Coronilla vaginalis*	*Gentiana bavarica*
Dryas octopetala	— *Zoysii*	*Silene nutans*	*Rhododendron hirsutum*	*Chrysanthemum alpinum*
Potentilla nitida	*Silene acaulis*	*Ranunculus Thora*	*Primula farinosa*	*Achillea moschala*

Geum montanum	*Trifolium alpinum*	*Papaver pyrenaicum*	*Linaria alpina*	*Erigeron uniflorus*
Pirus chamaemespilus	*Primula hirsuta*		*Gentiana verna*	*Armeria alpina*
Hedysarum obscurum	— *minima*		*Campanula Hostii*	
Meum Mutellina	*Saxifraga moschata*		*Achillea alrata*	
Azalea procumbens			*Kernera saxatilis*	
Rhododendron ferrugineum				
— *chamaecistus*				
Vaccinium Vitis Idaea				
— *Myrtillus*				
Primula Auricula				
Soldanella alpina				
Veronica alpina				
Pedicularis recutita				
Cerinthe alpina				
Valeriana montana				
Linnaea borealis				
Petasites niveus				
Saussurea pigmaea				
Homogyne alpina				

Zum richtigen Verständnisse dieser Tabelle ist noch Einiges hinzuzufügen. Zunächst ist es wohl selbstredend, dass eine strenge Durchführung einer derartigen Eintheilung unmöglich ist, indem man nicht selten es mit Formen zu thun hat, die so gut in die eine der angenommenen Rubriken, wie in die benachbarte untergebracht werden könnten, und dass also obige Tabelle nur den Werth einer annähernden

Übersichtlichkeit über die vorgefundenen Structurverschiedenheiten beanspruchen kann. Es wird dies um so deutlicher bei der Erwägung, dass ja bei etwaiger Hinzufügung von 20 oder 30 weiteren Species die Verhältnisszahlen der Rubriken ganz andere würden. Columne C umfasst jene Species, bei welchen sich in der, der unteren Epidermis anliegenden Zellschichte eine mehr minder grosse Neigung zur Palissadenbildung constatiren liess. Hierher rechnete ich auch *Cerastium arvense* und *Ranunculus parnassifolius*, weil wir bei diesen, wenigstens local, sehr starke Annäherung an Isolateralität finden, indem, namentlich bei letzterer Pflanze, gegen die Blattränder zu auch die Unterseite allmählig nur mehr Palissaden bildet. So viel geht aus der Tabelle jedenfalls hervor, dass, wenn auch Columne A, welche die dorsiventralen Formen umfasst, eine bedeutend höhere Zahl aufweist, doch die Isolateralität im Baue der Alpenblätter keine geringe Rolle spielt. Dazu sei noch Folgendes bemerkt. Ich bin bei der Auswahl der Untersuchungsobjecte mitunter mit einer gewissen Absichtlichkeit zu Werke gegangen, indem ich einige Zeit, in Verfolgung einer anderen Frage, hauptsächlich mein Augenmerk auf solche Formen lenkte, welche schon äusserlich einen dorsiventralen Aufbau vermuthen liessen, wodurch natürlich Columne A eine unverhältnissmässige Erweiterung erfuhr. Ich spreche jedoch, gestützt auf meine Beobachtungen, ohne Bedenken die Vermuthung aus, dass durch entsprechendes Aufsuchen isolateraler Blätter auch die Columnen B und C sich gleichfalls beträchtlich vergrössern liessen. Das heisst also, dass wir auch in der alpinen Flora die Bestätigung der Ansicht finden, dass der dorsiventrale Bau nur einen Specialfall im allgemeinen Blattbaue darstellt, und dass die Kenntniss von der Verbreitung isolateraler Formen auch in unseren Florengebieten eine immer ausgedehntere werden wird.

Was nun des Genaueren die Veränderungen betrifft, welche das Assimilationsgewebe bei zunehmender Höhe des Standortes erfährt, so ist darüber Folgendes zu bemerken.

Bei der grössten Zahl der untersuchten Species zeigte sich das Palissadengewebe in den höheren Regionen stärker ausgebildet; entweder in Folge

blosser Verlängerung der einzelnen Elemente, oder auch in Folge einer gleichzeitigen Vermehrung der Palissadenlagen. Wie aus Leist's Angaben ersichtlich ist, gelangt er zu entgegengesetzten Behauptungen. Diese sind im Wesentlichen folgende:

Wenn die Zahl der als Palissaden ausgebildeten Zelllagen bei beiden Blättern (von alpinem und tiefem Standorte) nicht differirt, so unterscheiden sich diejenigen des alpinen Blattes durch geringere Mächtigkeit. Die einzelnen Zellen sind viel weniger langgestreckt, absolut und relativ kürzer. Ferner wird nach seinen Angaben in den allermeisten Fällen der Durchmesser der Zelle weiter, so dass sich diese noch mehr von der schlauchförmigen Gestalt entfernt. »Palissadenzellen in der Tiefregion, die sehr langgestreckt und englumig, 6—8 mal so lang, als weit sind, entsprechen in der Alpenregion solche, die mehr als noch einmal so weit, aber höchstens halb so lang sind.« — Der zweite mögliche Fall ist nach Leist derjenige, dass die Zahl der als Palissaden ausgebildeten Zelllagen mit der Höhe eine geringere wird, wo dann meistens mit der Zahl auch die Mächtigkeit der restirenden Schichten abnimmt. Der Unterschied kann so weit gehen, »dass Blätter einer Pflanze in der Ebene mit, in der Höhe ohne Palissaden vorkommen, wofür *Soldanella alpina* und *pusilla* ein Beispiel bieten.« Isolaterale Blätter sollen in der Höhe nicht selten dorsiventralen Bau zeigen, indem die Palissaden der Unterseite ihre typische Gestalt eingebüsst haben; hierzu kommt noch, dass auch hier die einzelnen Palissadenzellen mit der Abnahme der Längenausdehnung zugleich weiter werden »wenigstens in der Mehrzahl der Fälle.« »In dem Masse, als die Ausdehnung senkrecht zur Blattfläche abnimmt, nimmt diejenige parallel derselben zu. Dies kann so weit gehen, bis ihre Werthe sich gleichkommen und die Zelle aus der langgestreckten, schlauchförmigen in die kugelig oder rundlich-polyëdrische übergegangen ist.« Leist hebt auch hervor, dass im Allgemeinen bei sehr bedeutender Höhe die Palissadenbildung völlig unterbleibe und das ganze Blatt gleichmässig aus kleinen rundlichen, oder rundlich-polyëdrischen Zellen zusammengesetzt sei.

Dies sind im Wesentlichen die Resultate Leist's. Wie bereits betont, sind sie mit meinen Beobachtungen nicht vereinbar.

Zunächst ist zu bemerken, dass Leist den Fall, dass die Zahl der als Palissaden ausgebildeten Zelllagen mit der Höhe zunehme, gar nicht anführt, und daher als nicht existirend zu betrachten scheint. Dementgegen hat Bonnier denselben gerade als besonders mitwirkende Ursache der Dickenzunahme der Alpenblätter hervorgehoben, welch' letztere Erscheinung übrigens, wie schon eingangs erwähnt, von Leist gleichfalls geleugnet wird. Eine wirkliche Abnahme der Palissadenbildung habe ich nur für *Vaccinium Vitis Idaea* beobachtet; in fast allen Fällen war eine directe Zunahme zu constatiren. Die auf der Tafel II abgebildeten Querschnitte von *Homogyne alpina* (Fig. 1), *Senecio incanus* (Fig. 2) und *Potentilla nitida* (Fig. 3) illustriren derartige Veränderungen. Ähnliche Vorkommnisse sind mir, wie gesagt, vielfach untergekommen. An einem Thalexemplar von *Ranunculus Thora* beobachtete ich an der Oberseite zwei Lagen ziemlich kurzer Palissaden, das übrige Mesophyll war aus Schwammparenchym, bestehend aus mehr rundlichen, wenig verzweigten Zellen, gebildet. Das Blatt eines Exemplares, das auf der Seisseralpe (2232 *m*) gesammelt worden war, zeigte dieselben zwei Reihen, doch hatte schon die obere allein beinahe die Mächtigkeit jener beiden und zeigte selbst die dritte Reihe im allgemeinen die Längsstreckung bevorzugt. Ausserdem aber traten auch in den untersten Mesophylllagen nicht selten palissadenähnliche Formen auf. *Linaria alpina* ist, wie es scheint, eine Pflanze, welche trotz der sonnigen Standorte, welche sie bewohnt, wenig zur Palissadenbildung befähigt ist. Ein Exemplar von ziemlich tiefem Standorte zeigte oberseits drei Lagen palissadenartig, aber wenig gestreckter Zellen, hierauf ein aus rundlichen Zellen bestehendes Zwischengewebe und dann die unterste Reihe wieder zu Palissaden verwandelt, zum Theil und ziemlich unregelmässig auch die nächstinnere. Bei einem Exemplare aus grösserer Höhe waren oben bis zu vier, in der Regel aber auch nur drei, hingegen unterseits oft gleich viel Reihen in der gestreckten Form ausgebildet. Eine Zunahme der einzelnen Zellen an Länge war nicht zu constatiren, aber auch keine Abnahme.

Silene nutans zeigte ein ähnliches Verhalten. Die für das Thalblatt constatirten zwei Palissadenlagen fanden sich auch in der Höhe in ungeschwächter Entwicklung; aber während die der unteren Epidermis angrenzende Zellschichte in der Niederung keine Spur einer Senkrechtstellung, vielmehr typischen Schwammparenchym-Charakter an sich trug, war hier in der alpinen Region eine Lage lockerer, aber denen der Oberseite vollkommen gleichwerthiger Palissaden ausgebildet. Eine entschiedene Förderung der, hier nur oberseits vorkommenden, Palissaden fand ich bei *Silene acaulis,* wo auch die Zellen beim alpinen Exemplar dichter gelagert waren.

Androsace Hausmanni zeigte eine sehr bedeutende Grössenzunahme der Palissaden, wenn schon damit gleichzeitig eine Abnahme in der Reihenzahl verbunden war. Während nämlich beim Thalexemplar in der Regel fünf Lagen gestreckter Zellen sich vorfanden, zeigte das alpine Blatt (von circa 2800 *m*) selten über vier Lagen. Da aber im letzteren Falle die Palissaden oft beinahe eine Verdoppelung ihrer Länge, ohne Zunahme der Breite erfahren hatten, so war doch die Ausbildung des typischen Assimilationsgewebes auch hier mit der Höhenzunahme eine bedeutend geförderte. Man vergleiche nur die beigegebene Figur (s. Tafel I, Fig. 3), welche eine Partie aus der oberen Blatthälfte darstellt, um sich zu überzeugen, bis zu welcher Entwicklung auch in diesen Höhen das Palissadengewebe gelangen kann. Ausserdem machte sich auch mitunter ein Bestreben zur Steilstellung der untersten Mesophyllzellen bemerkbar. *Oxytropis Halleri* besitzt bezüglich des Mesophylls vollständig isolateralen Bau. Es finden sich beiderseits der Gefässbündel zwei Reihen von Palissaden, zwischen den Bündeln sieht man die Palissaden durchgehende Reihen bilden, eine Unterscheidung von Ober- und Unterseite ist hier nicht mehr durchführbar. Dass dabei die Palissaden vollkommen typisch sind, zeigt die Abbildung (s. Tafel I, Fig. 10), welche dem alpinen Blatte entnommen ist (Standort circa 2200 *m*), und es sei bemerkt, dass hier die Zellen denen der Thalblätter um nichts nachstehen. *Anthyllis vulneraria* kommt bekanntlich bis zu grossen Höhen vor und wurden im Thal gewachsene mit Exemplaren verglichen, welche von 2000 *m* hohem Stand-

orte stammten. Dem Blattbaue der ersteren nach hätte ich die Pflanze zu den »Übergangsformen« einreihen müssen, denn wenn auch beiderseits sich Palissaden fanden, so war doch die Entwicklung derselben auf der Oberseite eine entschieden begünstigte, denn es fanden sich auf der Unterseite und namentlich in der Mitte, sehr häufig polyëdrische Zellen vor. Der Bau des alpinen Blattes jedoch, und dieser ist ja hier massgebend, rechtfertigt vollkommen die Einreihung unter die isolateralen Formen. Hier ist die Ausbildung der Palissaden der Unterseite im Allgemeinen eine der Oberseite ganz gleichwerthige geworden und die polyëdrische Zellform ist grösstentheils, sogar aus der mittleren Zone, verschwunden, so dass sich sehr häufig durchgängige Palissadenreihen vorfinden.

Dieselbe Erscheinung, erhöhte Isolateralität in den Blättern alpiner Exemplare, zeigten folgende drei Species.

Armeria alpina besitzt, wie Figur 1 (s. Tafel I) zeigt, schon in der Niederung hauptsächlich nur Palissaden. Die geförderte Ausbildung derselben und die damit gesteigerte Gleichwerthigkeit beider Blattseiten beim alpinen Blatte ist aus Figur 2 (s. Tafel I) leicht ersichtlich. Noch prägnanter beinahe zeigte *Achillea moschata* diese Steigerung. Wohl fanden sich auch beim Thalexemplare beiderseits Palissaden, und zwar mitunter sehr vollkommene, aber nicht selten traten dazwischen bedeutend kürzere Zellen auf und die Palissaden der Unterseite zeigten mitunter beinahe schwammparenchymartige Aussackungen. Alles dies war beim alpinen Blatte (2500 *m*) verschwunden, oder doch ziemlich vermindert, so dass beiderseits drei Lagen gestreckter Palissaden, in der Mitte zwei Reihen kleiner kugeliger Zellen vorhanden waren, also vollkommene Isolateralität herrschte. Ähnlich verhielt sich *Chrysanthemum alpinum,* nur mit dem Unterschiede, dass hier in keinem Falle vollständige Isolateralität zu Stande kam, indem das Palissadengewebe an der Oberseite stets gefördert blieb. Hauptsächlich zu betonen ist hier die bedeutende Längenzunahme der Palissaden beim alpinen Blatte. Die mittlere Region wird von einigen Lagen rundlich-polyëdrischer, mitunter tangental gestreckter Zellen gebildet.

Papaver pyrenaicum zeigte ebenfalls am alpinen Standorte eine nicht unwesentliche Steigerung der Palissadenbildung (s. Tafel I, Fig. 7 und 8). Auch in der untersten Mesophyllschichte trat hier häufiger Senkrechtstellung ein, wenn auch durchaus nicht regelmässig.

Geringe Unterschiede in der Ausbildung des Palissadengewebes fanden sich bei *Azalea procumbens*. Es hatten zwar die Palissaden beim alpinen Blatte (über 2000 *m*) einen durchschnittlichen Längenzuwachs erhalten, dafür jedoch die Zahl der Gesammtlagen eine Reduction erfahren, so dass der Effect so ziemlich derselbe geblieben. *Primula Auricula* scheint überhaupt eine geringe Fähigkeit zur Palissadenbildung zu besitzen. Die Palissaden waren auf verschiedenen Standortshöhen gleich kurz, aber die Zahl der Lagen zeigte bei einem Exemplar aus 2200 *m* Höhe eine Zunahme. Dessgleichen zeigte *Kernera saxatilis*, welche schon im Thale grosse Neigung zur Palissadenbildung durch die ganze Blattdicke verrieth, dieselbe an alpinem Standorte vermehrt und die Dicke des Blattes wesentlich vergrössert.

Als Beispiele für Fälle, wo weder eine bemerkenswerthe Zu- noch Abnahme des Palissadengewebes in der alpinen Region constatirt werden konnte, nenne ich *Veronica saxatilis* und *Cerinthe alpina*, wozu bemerkt sei, dass erstere mässig entwickelte, letztere sehr ausgeprägte Palissaden besitzt. *Vaccinium Vitis Idaea* war die einzige Species, bei welcher ich eine namhafte Abnahme des Palissadengewebes fand. Während Blätter, welche einer Höhe von etwa 1200—1300 *m* entstammten, vier bis fünf Lagen schön entwickelter Palissaden besassen, war diese Zahl bei Exemplaren, welche in 2200 *m* Höhe von sonnigem und trockenem Standorte (unter Flechten) gesammelt wurden, auf drei bis vier Lagen gleichzeitig sehr verkürzter Palissaden reducirt. Es hatten übrigens die ganzen Individuen an letzterem Standorte ein mehr zwerghaftes Aussehen. *Vaccinium uliginosum*, an denselben Stellen gesammelt wie vorige Species, zeigte ein ganz anderes Verhalten. Das Exemplar vom tieferen Standorte besass, angrenzend an die Epidermis der Oberseite eine Lage sehr gestreckter Palissaden, hierauf eine solche gut ein Drittheil kürzerer Zellen, hierauf

Schwammparenchym; die unterste Reihe desselben liess mitunter eine Tendenz zur Senkrechtstellung erkennen. Bei den alpinen Blättern war zwar die Länge der Palissaden, besonders mit Rücksicht auf die erste Reihe, herabgesetzt, hingegen diese Zellform durch die ganze Blattdicke im Allgemeinen herrschend geworden und das Gewebe der Unterseite, welches von der Fläche nur rundliche Zellenquerschnitte zeigte, zeichnete sich durch grosse Lockerheit aus, war aber im Wesentlichen nur aus Palissaden gebildet.

Jedoch bedurfte es gar nicht dieser vergleichenden Untersuchungen, um die Überzeugung zu gewinnen, dass die Behauptung Leist's, von der auffallenden Abnahme der Palissadenausbildung mit der Höhe, durchaus keiner Verallgemeinerung fähig sei. Es genügte dazu schon, eine grössere Zahl von hohen Standorten stammender Pflanzen, ohne Vergleichsexemplare auf ihren Blattbau zu prüfen. Man betrachte nur Fig. 4 und 3 unserer Tafel I, welche Querschnitte von *Daphne striata* und *Androsace Hausmanni* darstellen (aus Höhen von 2200 beziehungsweise 2800 *m*). Hier kann man doch sicher nicht von einer Unterdrückung der Palissaden sprechen.

Auch die beiden isolateralen Formen, von denen ich eine Abbildung beigegeben habe, *Erigeron uniflorus* (s. Tafel I, Fig. 9) und *Oxytropis Halleri* (Fig. 10), aus einer Höhe von 2000 *m* und 2200 *m*, zeigen alles eher, als die Charaktere eines Schattenblattes. Die Liste ähnlich sich verhaltender Pflanzen liesse sich noch beträchtlich vermehren. Ich nenne einige Beispiele: *Ranunculus rutaefolius* (2500 *m*) zeigte oberseits eine Lage sehr gestreckter Palissaden (Länge zur Breite = 5:1). *Ranunculus alpestris* (2200 *m*) zwei Lagen von Palissaden (5:1). Bei *Ranunculus Seguieri* (2500 *m*) waren sie noch gestreckter und zeigte sich überhaupt die senkrechte Stellung der Zellen durch das ganze Mesophyll herrschend. *Anemone alpina* (2000 *m*) hatte eine Palissadenreihe (5:1), *Pirus chamaemespilus* zwei Reihen (3:1). *Rhododendron hirsutum* (1600 *m*) zeigte dorsiventralen Bau, jedoch finden sich am ganzen Querschnitte fast nur Palissaden, wenn auch von verschiedenen Dimensionen. Die drei Schichten der Oberseite besassen im Allgemeinen

Zellen von dem Verhältnisse 3:1 oder 4:1 und standen sehr dicht. Aber auch das mehr gelockerte Gewebe der Unterseite war im Wesentlichen aus Palissaden gebildet, welche höchstens hin und wieder mit rundlichen Zellen abwechselten, aber denen der Oberseite in der Regel an Länge nachstanden. *Rhododendron ferrugineum* (2200 *m*) hatte gleichfalls sehr entwickelte Palissaden, indem diese, bis zu fünf Lagen stark, nahezu $^2/_3$ der Blattdicke in Anspruch nahmen. Das Schwammgewebe bestand aus rundlichen oder schwach radial gestreckten Elementen, erstere waren jedoch überwiegend. Die Palissaden standen sehr dicht. Wie weit die Ausbildung des Assimilationsgewebes bei *Helianthemum alpestre* (1600 *m*) gehen kann, zeigt Fig. 5 (Taf. I). *Pedicularis recutita* besass an der Oberseite mitunter zwei Lagen von Palissaden, welche oft durch eine einzige Zelle vertreten wurden; waren z w e i Reihen vorhanden, so erschienen die Zellen durchschnittlich dem Verhältniss 4:1 zu entsprechen; wo nur e i n e Zelle sich fand, erreichte die Länge derselben das sechsfache und mehr der Breite. *Petasites niveus* (1600 *m*) hatte im Allgemeinen drei Palissadenreihen an der Oberseite, davon besass die mittlere die längsten Zellen (4:1); mitunter zeigte auch noch eine vierte Lage schwachen Palissadencharakter. Bei *Achillea atrata* (1500 *m*), welche zu den »Übergangsformen« gestellt wurde, schwankten die am vollkommensten ausgebildeten Palissaden in den Dimensionen zwischen 3:1 und 4:1. Ähnliches wäre noch von einigen anderen Arten anzuführen. Die übrigen aber entstammten zu niedrigen Standorten, als dass ihr Blattbau in dieser Frage von Bedeutung sein könnte.

Was nun endlich das Fehlen von Palissaden betrifft, so habe ich unter den in Untersuchung genommenen Arten nur zwei gefunden, welche diesen Fall repräsentirten. *Gentiana bavarica* (2300—2400 *m*) zeigte, obwohl von äusserst sonnigem Standorte stammend, das ganze Mesophyll aus grossen, rundlich polyëdrischen, locker angeordneten Zellen gebildet, kaum dass mitunter einige, der Oberseite genäherte, eine schwache Palissadenform besassen. Leider war es mir nicht möglich, ein Thalexemplar zum Vergleiche heranzuziehen; ich glaube aber bezweifeln zu dürfen, dass dieses eine nennenswerthe Förderung

des Palissadengewebes gezeigt hätte[1]. *Primula farinosa,* deren Blattbau ich an einem ziemlich zwerghaften Exemplare von der Höhe 2200 *m* untersuchte, zeigte ebenfalls den Mangel von Palissaden. Doch liess mich ein Vergleichsobject aus geringerer Höhe erkennen, dass bei dieser Species die Tendenz zur Palissadenbildung überhaupt eine sehr schwache ist.

Über den allgemeinen Charakter der Mesophyllstructur jener untersuchten Arten, die hier nicht eigens besprochen wurden, gibt die Tabelle den nöthigen annähernden Aufschluss.

Fassen wir nun in Kürze die, für den Bau des Assimilationssystems gefundenen, Verhältnisse zusammen, so ergibt sich:

1. Dass mit der Höhe des Standortes im Allgemeinen die Ausbildung der Palissaden wächst, und zwar entweder durch Längenzunahme der einzelnen Zellen, oder durch das Auftreten neuer Lagen von solchen, oder durch Combination beider Fälle.

2. Dass Abnahme der Palissaden an Grösse oder Zahl der Lagen nur in vereinzelten Fällen vorzukommen scheint.

3. Dass Pflanzen, deren Blätter in der Ebene eine Tendenz zu isolateralem Bau zeigen, diesen in der Höhe mehr minder oder auch vollkommen zur Realisirung bringen und anderseits solche, deren Blätter in der Tiefe noch keine Spur von Palissaden an der Unterseite erkennen lassen, in der Höhe hier eine verschieden weit gehende Ausbildung derselben aufweisen können.

4. Dass Pflanzen, welchen Palissaden fehlen, in den hohen Regionen selten, hingegen solche mit sehr typisch entwickelten häufig sind.

2. Das Durchlüftungssystem.

Es ist durch die neueren Arbeiten zur Genüge bekannt, dass der in vielen Lehrbüchern noch heute aufgestellte Satz,

[1] Es scheint übrigens, dass *Gentiana bavarica* für gewöhnlich schattige Standorte bevorzugt und wird daher auf das genannte abweichende Verhalten kein grosses Gewicht gelegt werden dürfen. Vergl. bezüglich des Standortes:

Willkomm, Führer in das Reich der Pflanzen etc. 2. Aufl. Leipzig 1882.

Kolb, Die europäischen und überseeischen Alpenpflanzen. Stuttgart 1890.

dass die Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter sich vorfinden, keine allgemeine Giltigkeit mehr hat. Namentlich seit die Überzeugung sich Bahn gebrochen, dass das dorsiventrale Blatt nicht als herrschende Form des Blattbaues zu gelten hat, und seit erwiesen wurde, dass nicht nur in heissen Klimaten der isolaterale Bau ebenso häufig vorkommt, sondern dass letzterer auch in unseren Gebieten keine so unbedeutende Rolle spielt,[1] wurde obiger Satz von selbst auf einen engeren Kreis von Pflanzen beschränkt. Immerhin ging ich bei meinen Untersuchungen von der Überzeugung aus, dass wenigstens für die dorsiventralen Formen jener Vertheilungsmodus der regelmässige sei. Um so grösser war daher meine Überraschung, als ich constatiren musste, dass nicht nur bei sehr vielen dorsiventral gebauten Blättern die Stomata beiderseits in gleicher Zahl anzutreffen sind, sondern auch in sehr vielen Fällen ein entschiedenes Überwiegen an der Oberseite vorhanden ist, welches bis zum Verschwinden der Spaltöffnungen auf der Unterseite gehen kann. Schon glaubte ich, darin eine Eigenthümlichkeit der Alpenpflanzen erkennen zu dürfen, als mich das Studium der einschlägigen Arbeiten belehrte, dass das häufige Vorkommen von Spaltöffnungen an der Oberseite schon vor langer Zeit constatirt worden ist und trotzdem in den meisten Lehr- und Handbüchern an dieser unzutreffenden Generalisirung einer speciellen Art des Vorkommens festgehalten wird. Wenn daher auch meine Beobachtungen nicht den Werth der Neuheit beanspruchen können, so sind dieselben jedenfalls eine Bestätigung der namentlich von Kareltschikoff[2] und Weiss[3] erhaltenen Resultate, und vielleicht lässt sich doch die Thatsache, dass Blätter mit spaltöffnungsloser Oberseite bei den Alpenpflanzen so selten zu sein scheinen, auch für die vorliegende Frage verwerthen. Ich gebe zunächst wieder eine Übersichtstabelle.

---

[1] Heinricher: Über isolateralen Blattbau etc. Pringsheim's Jahrb. Bd. 15.

[2] Kareltschikoff: Über die Vertheilung der Spaltöffnungen auf den Blättern, Moskau 1866.

[3] Weiss: Untersuchungen über die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen (Pringsheim's Jahrb. Bd. 4).

Tabelle II.

Vertheilung der Spaltöffnungen.

Nur unten	Unten überwiegend	Beiderseits in gleicher Anzahl	Oben überwiegend	Nur oben
Empetrum nigrum	*Polygonum viviparum*	*Arenaria abietina*	*Arenaria Arduini*	*Saxifraga moschata*
Dryas octopetala	*Cerastium arvense*	*Moehringia muscosa*	*Alsine verna*	*Primula minima*
Pirus chamaemespilus	*Silene quadrifida*	*Lychnis alpina*	— *austriaca*	
Azalea procumbens	— *nutans*	*Dianthus alpinus*	*Cherleria sedoides*	
Rhododendron hirsutum	*Ranunculus rutaefolius*	*Ranunculus pigmaeus*	*Silene acaulis*	
— *ferrugineum*	*Anemone alpina*	*Arabis bellidifolia*	*Gypsophila repens*	
— *chamaecistus*	*Papaver pyrenaicum*	*Aethionema saxatile*	*Ranunculus glacialis*	
Vaccinium Vitis Idaea	*Arabis alpina*	*Kernera saxatilis*	— *alpestris*	
— *uliginosum*	**Daphne striata*	*Linum catharticum*	— *parnassifolius*	
Soldanella alpina	**Vaccinium Myrtillus*	*Polygala amara*		
Pedicularis recutita	**Primula farinosa*	*Potentilla nitida*	— *Seguieri*	
Linnaea borealis	*Androsace sarmentosa*	*Meum Mutellina*	— *Thora*	
Leontopodium alpinum	*Veronica alpina*	*Androsace Hausmanni*	*Draba turgida*	
Homogyne alpina	*Globularia nudicaulis*	*Linaria alpina*	*Arabis rosea*	
	Valeriana montana	*Plantago alpina*	*Petrocallis pyrenaica*	
	Petasites niveus	*Cerinthe alpina*	*Hutchinsia alpina*	
	Saussurea pigmaea	*Globularia cordifolia*	*Helianthemum alpestre*	
	Erigeron uniflorus	*Gentiana verna*	*Saxifraga nivalis*	
		— *bavarica*	*Geum montanum*	

	Bei den mit * bezeichneten Arten ist die Zahl an der Oberseite eine sehr geringe.	*Campanula Hostii* — *Morelliana* *Senecio incanus* *Armeria alpina*	*Oxytropis Halleri* — *sordida* *Anthyllis vulneraria* *Coronilla vaginalis* *Hippocrepis comosa* *Hedysarum obscurum* **Trifolium alpinum* **Primula hirsuta* — *Auricula* *Aretia Vitaliana* *Veronica saxatilis* *Valeriana saliunca* *Campanula Zoysii* *Phyteuma haemisphaericum* *Chrysanthemum alpinum* *Achillea atrata* — *moschata* Bei den mit * bezeichneten Arten ist die Zahl auf der Unterseite eine sehr geringe.	

Man ersieht aus dieser Zusammenstellung sofort, dass jene Formen, welche auf der Blattoberseite keine Spaltöffnungen tragen, in der alpinen Flora ziemlich in der Minderheit sind; in der That bilden sie nur circa 15% der untersuchten Arten. Anderseits sieht man im Gegensatze dazu jene Formen, welche gerade oberseits ein mehr minder bedeutendes Plus an Spaltöffnungen besitzen, an Zahl dominiren; sie bilden allein 39%, während noch gut ein Viertel aller untersuchten Species in diesem Sinne beide Blattseiten gleich ausgebildet zeigt und nur der Rest von circa 20% die untere Seite für die Ausbildung der Stomata wenigstens bevorzugt. Um zu zeigen, wie weit in dieser Beziehung die Differenz der beiden Blattseiten gehen kann, gebe ich einige Beispiele, bei welchen die Zahlen aus dem Mittel einer grösseren Anzahl von Zählungen auf 1 mm^2 der Blattfläche berechnet wurden.

Name der Pflanze	Oben	Unten	Name der Pflanze	Oben	Unten
Trifolium alpinum	401	14	*Lychnis alpina*	156	146
Anthyllis vulneraria	329	173	*Cherleria sedoides*	151	58
Coronilla vaginalis	306	180	*Primula hirsuta*	143	2
Petrocallis pyrenaica	290	109	*Gypsophila repens*	143	71
Helianthemum alpestre	286	204	*Achillea atrata*	134	55
Veronica saxatilis	224	186	*Primula Auricula*	132	44
Hippocrepis comosa	221	116	*Saxifraga nivalis*	129	78
Hedysarum obscurum	214	23	*Ranunculus Seguieri*	126	102
Primula minima	197	0	*Oxytropis Halleri*	122	78
Saxifraga moschata	190	0	*Erigeron uniflorus*	122	146
Ranunculus parnassi-			*Chrysanthemum alpinum*	109	78
folius	187	85	*Meum Mutellina*	102	91
Hutchinsia alpina	187	139	*Ranunculus pigmaeus*	88	109
Arabis rosea	184	146	*Androsace sarmentosa*	88	180
Aethionema saxatile	180	170	*Globularia nudicaulis*	88	357
Geum montanum	169	134	*Ranunculus alpestris*	88	41
Phyteuma haemisphaeri-			*Papaver pyrenaicum*	78	122
cum	163	146	*Achillea moschata*	75	41
Ranunculus glacialis	163	54	*Arenaria abietina*	68	68
Oxytropis sordida	160	48	*Saussurea pigmaea*	58	112

Name der Pflanze	Oben	Unten	Name der Pflanze	Oben	Unten
Gentiana verna	54	65	*Daphne striata*	44	122
Ranunculus rutaefolius	54	81	*Silene quadrifida*	14	177
Petasites niveus	50	136	*Vaccinium Myrtillus*	10	218

Obwohl natürlich für weiter gehende Schlussfolgerungen die Tabelle beträchtlich erweitert werden müsste, so lässt sich doch aus dem Mitgetheilten erkennen, dass die Vertheilungsart der Stomata an keinerlei Gesetzmässigkeit gebunden sei.[1] Weder nach Familien, noch nach der übrigen Blattstructur,[2] noch nach Standorten, oder anderen Gesichtspunkten lässt sich eine Übereinstimmung erkennen. *Lychnis alpina* hat annähernd gleich viel auf beiden Seiten, *Gypsophila repens* oben doppelt so viel, *Silene quadrifida* wieder unten beinahe die dreifache Zahl. Hingegen zeigten alle untersuchten Papilionaceen die Oberseite entschieden bevorzugt.[3] Sehr verschieden verhielten sich aber wieder die untersuchten Cruciferen. *Draba turgida, Arabis rosea, Petrocallis pyrenaica, Hutchinsia alpina* haben oben mehr, *Arabis bellidifolia, Aethionema saxatile* und *Kernera saxatilis* ungefähr beiderseits gleich viel, *Arabis alpina* wiederum unten mehr.[4]

---

[1] Vergl. Weiss, l. c.

[2] Am leichtesten noch nach diesem Gesichtspunkte, denn alle isolateralen und Übergangsformen stimmen wenigstens darin überein, dass sie auf beiden Seiten Stomata haben. Nur in der Zahl finden sich zwischen Ober- und Unterseite, auch bei Formen mit vollkommen isolateralem Mesophyll, mitunter Verschiedenheiten. So hat *Erigeron uniflorus* unten, *Oxytropis Halleri* oben die Mehrzahl derselben.

[3] Dass dieses Vorkommen bei Papilionaceen häufig, hat schon Kareltschikoff (l. c.) hervorgehoben.

[4] Wettstein sagt in seiner Bearbeitung der Scrophulariaceen (Natürliche Pflanzenfamilien, herausgegeben von Engler und Prantl (65. Lieferung, S. 42): »Die Spaltöffnungen, welche der Unterseite meistens fehlen (Ausnahmen *Digitalis, Russelia*), sind selten aus dem Niveau der Epidermis verschoben.« Wie weit die erstere Behauptung im Allgemeinen zutrifft, kann ich hier nicht entscheiden, ich will nur darauf hinweisen, dass die wenigen von mir untersuchten Scrophulariaceen dieselbe nicht bestätigen. *Veronica alpina* und *V. saxatilis*, ebenso *Linaria alpina* haben auf beiden Seiten zahlreiche Spaltöffnungen, *Pedicularis palustris* nur auf der Unterseite.

Die Frage, ob wirklich eine grössere Anzahl dorsiventraler Blätter in der Weise die Spaltöffnungen vorwiegend auf der Oberseite entwickelt, war auch die Veranlassung, dass so viel dorsiventrale Formen in Untersuchung genommen wurden, denn von den isolateralen Blättern war ja die mehr minder gleichmässige Vertheilung vorauszusetzen. Dass diese Voraussetzung aber gleichfalls nicht in allen Fällen zutrifft, zeigt die vergleichende Betrachtung von Tabelle I und II. Fassen wir die in Tabelle I unter *A* angeführten als dorsiventrale, die unter *B* und *C* genannten als isolaterale (natürlich nicht im engsten Sinne) zusammen, so ergibt die Vertheilung der Spaltöffnungen folgende Zahlen:

	Dorsiventral.	Isolateral.
Oben mehr	20	14
Beiderseits gleich	9	12
Unten mehr	17	2
Nur unten	15	0

Die vorstehenden Zusammenstellungen sagen genug über die Vertheilungsart der Spaltöffnungen, so dass nichts mehr hinzuzufügen ist.

Was nun die Form der Schliesszellen, namentlich aber ihre Lage gegenüber den umgebenden Gewebselementen betrifft, so ist hervorzuheben, dass bei allen untersuchten Arten keinerlei Verhältnisse zu finden waren, welche auf das Bedürfniss eines besonderen Transpirationsschutzes hinweisen könnten. Nahezu bei allen Species liegen die Schliesszellen im Niveau der Epidermis, sehr oft, namentlich auch auf der Oberseite, sind sie schwach vorgewölbt, also geradezu einem möglichst lebhaften Gasaustausche angepasst. Versenkte Spaltöffnungen hat *Papaver pyrenaicum* (Taf. I, Figur 7 und 8); wenn auch die beigefügte Zeichnung bezüglich der Form der Schliesszellen sehr schematisirt ist, so ist doch jedenfalls zu sehen, dass der durch die vertiefte Lage etwa erzielte Transpirationsschutz ein ziemlich geringfügiger sein dürfte. *Anthyllis vulneraria* hat zweierlei Spaltöffnungen; auf der Oberseite sind dieselben vertieft, in analoger Weise, wie bei *Papaver,* auf der Unterseite aber, wo gleichzeitig Haarbildung auftritt, liegen sie vollkommen frei auf der Oberfläche. Ob hier aber wirklich eine Beziehung

zu der Trichombildung vorliegt, wage ich nicht zu behaupten, da die sehr borstigen und auch nicht sonderlich dicht stehenden Haare nicht geeignet erscheinen, um eine genügende Schutzfähigkeit gegen Transpiration vermuthen zu lassen. Schwach vertieft erscheinen auch die Spaltöffnungen von *Linaria alpina*, doch hier mehr in Folge von Vorwölbung der angrenzenden Epidermiszellen. Bei allen anderen Species zeigte sich (einige später zu besprechende Fälle ausgenommen) durchaus das Bestreben, den Gasaustauch möglichst zu erleichtern, daher auch eine über das gewöhnliche Mass hinausgehende Ausbildung der Cuticularhörnchen meist unterbleibt. Soviel über die Spaltöffnungen, welche weder Leist noch Bonnier berücksichtigt haben.

Was nun die Ausbildung der Lufträume im Innern des Blattes betrifft, so zeigen hier meine Untersuchungen etwas mehr Übereinstimmung mit den Leist'schen Angaben. Letzterer sagt unter Anderem: »Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Blätter alpiner Standorte sich durch lockere Structur auszeichnen; Zahl und Grösse der Intercellularräume nehmen mit der Höhe zu.« Häufig seien Palissaden an allen Längswänden frei. Leist hebt auch hervor, dass dieser Unterschied in der Verbindung der Zellen allgemeiner zu sein scheine, als der ihrer Form. Auch für das Schwammgewebe gelte dieses »voll und ganz«. Dass im Ganzen und Grossen die Alpenblätter eine mehr lockere Structur besitzen, habe ich ebenfalls beobachtet; aber die vollgiltige Verallgemeinerung, welche Leist seiner Wahrnehmung zu Theil werden lässt, ist auch diesmal nicht am Platze. Nicht alle Alpenblätter zeigen eine Förderung des Intercellularsystems, bei einigen war im Gegentheile eher eine Einschränkung desselben zu constatiren. Zunächst ist darauf aufmerksam zu machen, dass auf der Unterseite jener dorsiventralen Formen, welche in der Höhe mehr minder weit entwickelte Palissaden an Stelle der äussersten Schwammparenchymlage aufweisen, eine Verminderung der Gesammtintercellularen eintritt, wenn auch diese Palissadenschichte ein sehr lockeres Gefüge beibehält. Auch Fälle, wo mit zunehmender Höhe des Standortes typisches Schwammparenchym mit reich verzweigten Zellen erhalten bleibt und dennoch Reduction,

wenigstens in der Grösse der Zellzwischenräume eintritt, sind nicht ausgeschlossen. Ebenso treffen wir auch im Palissadengewebe bei manchen Alpenpflanzen eine sehr dichte Anordnung der Zellen.

Dass im Allgemeinen das Palissadengewebe bei den alpinen Formen mehr eine lockere Structur besitzen werde, war schon nach dem Vorkommen der Spaltöffnungen zu erwarten. Wenn die Oberseite eines Blattes sich als sehr spaltöffnungsreich erweist, so muss schon durch das Auftreten ebenso zahlreicher Athemhöhlen im darunter befindlichen Parenchym eine entsprechende Lockerung eintreten. In vielen Fällen wird aber die blosse Anwesenheit der Athemhöhlen vielleicht der Bedeutung und dem Zwecke der Spaltöffnungen nicht mehr gerecht werden können und zur Ermöglichung der durch die Anwesenheit der letzteren angebahnten ausreichenden Durchlüftung auch das Blattgewebe entsprechend durchlüftungsfähig, d. h. interstitienreicher ausgebildet werden müssen.

In der That sehen wir diese Wechselbeziehung in mehrfacher Weise bestätigt, und dass manche Fälle eine Ausnahme bilden, thut dieser Thatsache keinen Eintrag, wenn man nur festhält, sie nicht etwa als gesetzmässig eintretende Erscheinung aufzufassen. Ob wir aber berechtigt sind, wie Leist dies thut, die lockere Structur der Alpenblätter, wo sie überhaupt vorhanden ist, ausschliesslich auf Rechnung verminderter Transpiration zu setzen, soll später erörtert werden. Die genannte, eigentlich selbstverständliche, Correlation zwischen Spaltöffnungen und Intercellularen findet auch in einigen Fällen ziemlich prägnanten Ausdruck. So besitzen jene Species, welche keine, oder sehr wenige Spaltöffnungen auf der Oberseite haben, eine sehr dichte Anordnung in ihrem Palissadengewebe. Man vergleiche nur beispielsweise die Querschnitte von *Homogyne alpina*, *Daphne striata* einerseits und *Senecio incanus* und *Androsace Hausmanni* andererseits, wobei allerdings Rücksicht zu nehmen ist, dass Querschnitte in dieser Frage leicht zu Fehlerquellen werden können und der obige Satz auch nur auf Grund von Flächenansichten aufgestellt wurde. Ebenso zeigen jene Arten, welche zwar dorsiventral gebaut sind, aber doch an der Unterseite nahezu

oder ganz spaltöffnungsfrei sind, eine weitgehende Reduction der Intercellularen im Schwammgewebe.

Fassen wir nun wiederum das in diesem Abschnitte Gesagte zusammen, so ergibt sich:

1. Pflanzen mit oberseits spaltöffnungslosen Blättern sind in der Minderzahl. Hingegen solche mit gleichmässiger, oder oben vorherrschender Vertheilung der Stomata sind in überwiegender Mehrheit zu finden.
2. Ein besonderes Schutzbedürfniss der Alpenpflanzen gegen Transpiration scheint, nach Bau und Lage der Schliesszellen zu urtheilen, nicht vorhanden zu sein.
3. Das Intercellularsystem ist bei den alpinen Blättern im Allgemeinen gefördert, doch sind auch gegentheilige Fälle mitunter zu constatiren. Die oft bedeutende Lockerheit des Palissadengewebes hängt direct zusammen mit der Häufigkeit von Spaltöffnungen auf der Blattoberseite.
4. Die oberseits spaltöffnungsfreien Arten besitzen auch in der Höhe ein dicht gefügtes Palissadengewebe.

3. Das Hautsystem.

Bonnier und Leist gelangen in gleicher Weise zu dem Resultate, dass die Epidermis der alpinen Blätter eine höhere Verstärkung der Aussenwand und Cuticula erfahre. Die vorliegende Untersuchung muss dies für viele Fälle bestätigen, ohne auch diesem Satze allgemeine Giltigkeit zuzuerkennen. Auffallende Verstärkung der Aussenwand, besonders ausgiebige Cuticularisirung, wie wir sie etwa bei ausgeprägt xerophilen Pflanzen zu sehen gewohnt sind, ist im Allgemeinen nicht vorhanden. Auch in dieser Beziehung verrathen die alpinen Gewächse kein besonderes Schutzbedürfniss. Wohl finden sich bei *Ranunculus-, Saxifraga-*Arten und anderen starke Aussenwände, aber nirgends erreicht diese Ausbildung einen auffallenden Grad. Ausgenommen sind dabei höchstens die wintergrünen Holzgewächse, deren Epidermisaussenwand eine beträchtliche Dicke erreicht und starke Cuticularisirung aufweist. Im Übrigen aber finden sich auch von sehr hohem Standorte Blätter mit sehr schwacher Epidermisaussenwand und lässt sich beim

Vergleiche verschiedener Exemplare derselben Art von hohem und niedrigem Standorte oft gar kein Unterschied constatiren. Dass häufig eine Steigerung dieser anatomischen Beschaffenheit eintritt, dass namentlich die wintergrünen Pflanzen in dieser Hinsicht einen besseren Schutz anstreben, ist nicht zu verkennen, aber ich glaube doch der etwaigen Ansicht, dass dicke Epidermisaussenwand und starke Cuticula als prägnante Eigenthümlichkeiten der Alpenpflanzen zu bezeichnen wären, entgegen treten zu müssen.

Diese Ansicht ist auch eigentlich weder von Bonnier noch von Leist ausgesprochen worden. Ersterer spricht nur von einer relativen Zunahme mit der Höhe, ohne dabei sich zu erklären, ob die Epidermisaussenwand der alpinen Exemplare auch eine an sich auffällige Entwicklung erfahre. Das letztere ist, soweit meine Beobachtungen reichen, im Allgemeinen nicht der Fall. Die durchschnittliche Beschaffenheit der äusseren Epidermiswand ist bei den alpinen Pflanzen keine so weitgehend verschiedene von derjenigen der Thalpflanzen, dass sich auf Grund derselben ein anderes, als ein negatives Urtheil, das des mangelnden besonderen Schutzbedürfnisses, aussprechen liesse. Eine Ausnahme bilden, wie schon gesagt, einige wintergrüne Holzgewächse *(Azalea, Empetrum*, zum Theil auch *Daphne)*, wobei aber andererseits zu betonen ist, dass *Helianthemum*, welches ja auch in diese Kategorie fällt, aber schon durch den oft nahezu isolateralen Bau und das Vorkommen von Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten abweicht, auch eine bedeutend schwächere Epidermis besitzt. Jedenfalls lässt sich constatiren, dass die Erscheinung einer derberen Epidermis bei den alpinen Blättern bei weitem weniger regelmässig auftritt, als die bisher besprochenen Veränderungen. Leist scheint übrigens in dieser Frage mehr den Gegensatz der Alpenblätter zu den Schattenblättern der Ebene im Auge gehabt zu haben, da er hervorhebt, dass in diesem Punkte die von ihm aufgestellte Parallele unvollständig sei, indem die ersteren meist durch eine stärkere Epidermisaussenwand charakterisirt seien. ».... Die Cuticula der ersteren (der alpinen Blätter) stellt sich zum mindesten derjenigen der Sonnenblätter der Tiefregion gleich, in vielen Fällen übertrifft

sie diese sogar an Dicke.« In dieser Fassung und mit dem Zusatze, dass, absolut genommen, auch sehr geringe Ausbildung der Epidermisaussenwand in der Höhe vorhanden sein kann, ist der Satz wohl zu acceptiren.

Bezüglich der Form und Grösse der Epidermiszellen lässt sich gar keine bestimmte Regel formuliren. Bald finden wir die Zellen grösser, bald kleiner, bald höher, bald niedriger, mitunter länglich, meist polyëdrisch, bald mit derben, bald mit zarten, gewellten oder geraden Radialwänden und diese Unterschiede, wie bekannt, auf den Seiten desselben Blattes, kurz, es scheint unmöglich, hier feste Beziehungen ausfindig zu machen. Was sich allenfalls sagen liesse, mag darin zusammengefasst sein, dass bei den Alpenpflanzen, wie es scheint, gewellte Radialwandungen häufiger sich finden, als gerade und dass erstere, wenn sie neben den letzteren vorkommen, fast durchwegs auf der Unterseite ausgebildet werden.

Noch ist ein anderes Vorkommen zu erwähnen, nämlich das verschleimter Epidermiszellen; und zwar handelt es sich in allen beobachteten Fällen um Verschleimung der Innenmembran, ein Vorkommen, welches schon mehrfach beschrieben ist.[1] Dadurch, dass eine innere und äussere Lamelle dieser Innenmembran von der Metamorphose unberührt bleibt, entsteht, wenn Querschnitte solcher Blätter in Wasser, wo die Schleimmasse vollständig verquillt, untersucht werden, der Eindruck, als habe man eine doppelschichtige Epidermis vor sich. Besonders täuschend wird dies in jenen Fällen, wo alle Epidermiszellen dieser Veränderung unterliegen.[2] Constatiren konnte ich die Erscheinung für *Azalea procumbens, Empetrum nigrum, Daphne striata, Helianthemum alpestre, Linum catharticum* und *Polygonum viviparum.*[3] Da die Erscheinung bekannt, will ich

---

[1] Radlkofer: Monographie der Sapindaceengattung *Serjania*, München 1875. Westermaier: Über Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesytems. (Pringsheim's Jahrb. 1884.)

[2] G. Kuntze: Beiträge zur vergl. Anatomie der Malvaceen. Botan. Centralbl. 1891.

[3] Volkens (Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatom. Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. des Berl. Bot. Gartens 1884) hat eine ähnliche Erscheinung für *Polygonum amphibium* beschrieben.

nicht näher darauf eingehen, nur eine Beziehung möchte ich noch hervorheben, welche ich bei *Helianthemum* gefunden habe. Hier, wo beide Blattseiten Spaltöffnungen haben und die Verschleimung nicht wie bei *Azalea* auf die eine spaltöffnungsfreie Epidermis beschränkt ist, zeigt sich, dass die den Schliesszellen unmittelbar angrenzenden Epidermiszellen keine Metamorphose erfahren, so dass jede Spaltöffnung von Zellen mit nicht verschleimter Innenwand umgeben erscheint. Auch bei *Daphne* scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Die beigefügte Abbildung (Tafel I, Fig. 6) wird dies zur Genüge illustriren.

Die Ausbildung von Wassergewebe oder anderweitig gestalteten Hypodermlagen scheint den Blättern der alpinen Gewächse zu fehlen, oder doch nur in den seltensten Fällen zuzukommen. Von den hier untersuchten Arten zeigte keine einzige eine derartige Differenzirung.

4. Das mechanische System.

Nach dem bisher Gesagten, wonach hervorgeht, dass wir bei den Alpenpflanzen im Allgemeinen einen lockeren und auf keinerlei besonderen Transpirationsschutz gerichteten Blattbau constatiren müssen, liess sich auch für eine erhöhte Ausbildung des mechanischen Sytems, welche ja auch eine Eigenthümlichkeit xerophiler Gewächse ist, nicht viel hoffen. Es wäre aber gefehlt, einen vollständigen Mangel mechanisch vollkommener ausgestalteter Pflanzen in der alpinen Region zu vermuthen. Zunächst ist es leicht verständlich, dass die holzartigen Gewächse auch in den Blättern mehr minder starke mechanische Belege an den Gefässbündeln zeigen, so *Rhododendron*-Arten und namentlich *Daphne*. Was nun bei krautigen Pflanzen das erhöhte Vorkommen mechanisch wirksamer Elemente betrifft, so scheint zunächst eigenthümlich, dass nicht die höher gewachsenen, frei in die Luft ragenden Formen es sind, bei denen wir diese Differenzirung treffen, sondern gerade sehr kleine, Rasen oder Polster bildende, bei welchen eine grosse Widerstandsfähigkeit gegen äussere mechanische Angriffe am allerzwecklosesten angebracht erscheint. Später soll erörtert werden, ob diese Structureigenthümlichkeit in solchen Fällen nicht anders aufgefasst werden könne. Zu nennen sind in dieser Hinsicht

Trifolium alpinum, welches eine überraschende Ausbildung des mechanischen Systems auf beiden Seiten auch der schwachen Seitennerven aufweist; *Silene acaulis,* welche namentlich am Mittelnerv einen starken Beleg besitzt; *Petrocallis pyrenaica,* wo auch die Seitennerven wieder bedeutend mechanisch verstärkt erscheinen. Etwas schwächer realisirt ist dieses Festigungsbestreben bei *Alsine verna* und *Cherleria sedoides.* Collenchymatische Belege von mehr minder grosser Mächtigkeit in Begleitung der grösseren Nerven und an den Blatträndern sind zwar mitunter anzutreffen, jedoch nicht sonderlich häufig und dürfen, ihrer immerhin geringen Ausbildung wegen, in der Frage nach etwaigen Anpassungserscheinungen ausser Acht gelassen werden.

II. Theil.

Biologische Betrachtungen.

Versucht man, die im Vorhergehenden kurz skizzirten anatomischen Thatsachen von einem weiteren Gesichtspunkte und in ihrer etwaigen biologischen Bedeutung zu betrachten, so ergibt sich zunächst, dass das Resultat vorliegender Untersuchungen ein zweifaches ist: ein positives und ein negatives. Das erstere besagt, dass der Blattbau der alpinen Gewächse eine unverkennbare Tendenz zur Anpassung an eine gesteigerte Assimilationsthätigkeit offenbart; das letztere, dass nennenswerthere Schutzanpassungen gegen Transpiration im Allgemeinen **nicht** vorhanden sind. Verfolgen wir zunächst jene directe Anpassungserscheinung.

Damit eine Pflanze unter den entsprechenden Umständen zur Palissadenbildung überhaupt gelange, ist vor Allem nöthig, dass die Tendenz und Fähigkeit zur Entwicklung dieses Gewebes in der betreffenden Species vorhanden sei. Für den Einfluss der ererbten Fähigkeit zur Ausbildung von Palissaden sprechen erstens jene Fälle, wo solche unter Lichtabschluss (in Knospen und in Cotyledonen) sich entwickeln, und zweitens die Verschiedenheit, welche sich in der Ausbildung des Assimilationsgewebes verschiedener Species auch bei ganz gleichen

äusseren Bedingungen geltend macht. Diese beiden Momente sprechen deutlich genug dafür, dass wir die Gründe der ungleichartigen Entwicklung des Assimilationsgewebes in der Pflanze selbst zunächst zu suchen haben. Aber auch bei jenen Pflanzen, bei welchen die Palissadenbildung in Folge erblicher Fixirung schon im Dunkeln erfolgt, bedarf es zur vollständigen Entwicklung, jedenfalls aber zur Vervollkommnung dieses Gewebes der Einwirkung des Lichtes. Wir haben mithin in der Beleuchtung der Pflanze den zweiten, für das Zustandekommen eines vollkommeneren Assimilationsgewebes unentbehrlichen Factor. Allerdings ist die Wirkungsweise dieses Factors nur eine mittelbare. Erst durch das Licht wird die Assimilationsthätigkeit in der Pflanze hervorgerufen und wie es dieselbe anregt, so wird es sie auch nach Massgabe seiner Intensität erhöhen. Die erhöhte Assimilationsenergie wird dann aber ihrerseits Veranlassung zu einer höheren Ausbildung des Assimilationsgewebes.[1] So sehen wir thatsächlich das Licht als Ursache der Palissadenbildung auftreten — aber allerdings nicht als alleinige Ursache. Und ferner ist festzuhalten, dass das Licht nicht direct die Palissadenform als solche hervorruft, sondern, dass dasselbe nur den Impuls zu einer vollkommenen Entwicklung des Assimi-

---

[1] Wer etwa Zweifel tragen sollte, ob der Pflanze die Fähigkeit zukomme, auf eine stärkere Inanspruchnahme nach einer bestimmten physiologischen Richtung, mit einer entsprechenden Vervollkommnung des dieser Function angepassten Gewebes zu reagiren, den verweise ich auf eine in jüngster Zeit von Pfeffer in den Ber. d. k. sächs. Gesellsch. der Wissensch. (7. Dec. 1891) gemachte Mittheilung über einige Untersuchungen, welche in seinem Institute von Hegler ausgeführt wurden. Dieselben lieferten das höchst interessante Resultat, dass bei stärkerer mechanischer Inanspruchnahme eines Organs eine directe Vermehrung oder selbst Neubildung mechanischer Elemente hervorgerufen werden könne. So steigerte sich bei Bohnenkeimlingen (deren hypocotyles Stengelglied bei 185 *g* Belastung gerissen wäre), wenn die Zugkraft etwas unter dieser Grenze gehalten wurde, in kurzer Zeit in Folge Vermehrung des mechanischen Gewebes die Tragfähigkeit bis über 600 *g*. In gleicher Weise wurde in den sonst bastlosen Blattstielen von *Helleborus* eine bedeutende Entwicklung solcher Elemente direct hervorgerufen.

lationsgewebes überhaupt gibt. Der Grund, dass gerade die Palissadenform mit ihrer senkrechten Orientirung zur Organfläche als die zweckmässigste und daher am meisten angestrebte erscheint, ist gegeben in den Principien der Stoffableitung und Oberflächenvergrösserung. Diese beiden Principien sind aber für unsere biologischen Betrachtungen hier von untergeordneter Bedeutung. Um so mehr Gewicht hingegen ist auf die fundamentale Bedeutung der Lichtintensität zu legen. Dass diese Bedeutung eine thatsächliche ist, braucht nach dem Erscheinen der Arbeiten von Stahl, Heinricher und Volkens etc. wohl kaum mehr betont zu werden. Auch die Thatsache, dass manche Pflanzen im Dunkeln Palissaden entwickeln, steht mit der Ansicht von der Unentbehrlichkeit des Lichtreizes nur in scheinbarem Widerspruch. Man darf nicht übersehen, dass eine durch Generationen festgehaltene und vielleicht auch stetig vermehrte Fähigkeit schliesslich eine solche Gewalt erreichen kann, dass sie auch ohne den einst nothwendigen auslösenden Reiz sich zu realisiren vermag. Aber zu schliessen, dass die auslösende Wirkung des Lichtes, weil in manchen Fällen überflüssig geworden, überhaupt nicht vorhanden sei, wäre etwas übereilt. In diesen Fällen hat eben das Licht schon in früheren Generationen seine Schuldigkeit gethan und die erblich fixirte Nachwirkung dieser seiner Thätigkeit macht für das gegenwärtige Individuum ein nochmaliges actives Eingreifen desselben überflüssig; aber einmal muss es vorhanden gewesen sein. Und in Fällen, wo die ererbte Fähigkeit zur Palissadenbildung noch keine solche Festigkeit erreicht hat, wird die auslösende und anregende Wirkung des Lichtes geradezu nothwendig sein. Anderseits scheint wieder die Thatsache, dass manche Blätter im Schatten und in der Sonne keinen Unterschied im Assimilationsgewebe erkennen lassen, gegen den Einfluss des Lichtes zu sprechen. Indessen berechtigt uns diese Erscheinung nur zu dem Schlusse, dass hier die Plasticität eine geringe sei. Man cultivire eine solche Species durch Generationen stets unter sehr günstigen Beleuchtungsverhältnissen und es ist sehr wahrscheinlich, dass das Endglied der Versuchsreihe gegenüber dem Ausgangsgliede ein beträchtliches Plus an Fähigkeit zur Palissaden-

bildung aufweisen wird, während der Unterschied zwischen den einzelnen Gliedern vielleicht unmerklich ist.

Wir sind also genöthigt, für die Ausbildung des Palissadengewebes noch einen Factor als massgebend heranzuziehen: die jeweilige Plasticität einer Species. Diese Disposition darf nicht mit der zu starker Palissadenbildung verwechselt werden. Eine mit letzterer hervorragend ausgestattete Pflanze braucht darum noch lange nicht »plastisch« zu sein; im Gegentheile haben wir gesehen, dass hochentwickelte Tendenz zur Palissadenbildung die Pflanze geradezu bis zu einem gewissen Grade von den massgebenden Umständen unabhängig machen kann. Dass auch die Plasticität ein Erbtheil früherer Generationen ist, wird mit Rücksicht auf die sogenannte »latente Vererbung« leicht erklärlich. Eine Species, deren Individuen sich immer unter gleichartigen Bedingungen entwickeln, erhält gleichsam einseitige Dispositionen. Wenn bei einer Species jedoch die einen Individuen diesen, die anderen jenen Lebensbedingungen sich allmälig angepasst haben, so werden bei Kreuzung solcher Individuen die verschiedenen Dispositionen sich vermischen und in den nächstfolgenden Generationen neben-einander vorhanden sein. Entsprechend dem jeweiligen Standorte werden dann die einen hervortreten, die anderen aber im latenten Zustande weiter vererbt werden, wodurch die mehr minder starke Anpassung an die jedesmaligen Bedingungen ermöglicht ist. Dabei wird, soweit es sich um die Ausbildung des Assimilationsapparates handelt, der Grad derselben stets von der auslösenden Wirkung des Lichtes abhängig sein.

Für die Art und Weise, wie eine Pflanze unter gegebenen Verhältnissen ihr Assimilationsgewebe ausbildet, sind also in erster Linie drei Factoren massgebend: Hereditäre Disposition, Plasticität und die Beleuchtungsverhältnisse. Die anderen Principien kommen erst in zweiter Linie in Betracht.[1]

---

[1] Um im Texte langwierige Discussionen zu vermeiden, sei es hier versucht, die wesentlichsten Ansichten über die Factoren, welche an der Ausgestaltung des Assimilationsgewebes betheiligt sind, historisch zusammen zu fassen.

Stahl hat zuerst die grosse Bedeutung des Lichtes für die Ausbildung des Assimilationssystems betont. (Über den Einfluss der Lichtintensität auf

Es ist bekannt, dass die Intensität der Sonnenstrahlung mit der Seehöhe zunimmt. Wenn daher die Pflanze durch die

---

Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms", Bot. Zeit. 1880, und „Über den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter". Zeitschr. f. Naturw., Jena 1883.) Wie dieser aber dem Einflusse des Lichtes eine zu grosse Bedeutung zugeschrieben hatte, indem er auch die Orientirung der Zellen, speciell der Palissaden davon abhängig sein liess, so unterschätzte nach ihm Haberlandt („Vergl. Anatomie des assimilatorisch. Gewebesystems der Pflanzen", Pringsh. Jahrb. 1882) denselben, indem er nur die periphere Anordnung des Assimilationsgewebes, nicht aber den Entwicklungsgrad und die Zellform vom Lichte abhängig sein liess. Ihm war die Art der Ausbildung dieses Gewebes nur bedingt durch die Principien der Oberflächenvergrösserung und Stoffableitung; für Stahl war sie es nur durch das Licht. Erst Heinricher („Über isolateralen Blattbau etc.", Pringsh. Jahrb. 1884) zeigte, dass nur durch eine entsprechende Vereinigung beider Ansichten das richtige Verständniss vom Zustandekommen eines höher entwickelten Assimilationsgewebes zu gewinnen sei, indem er den Nachweis brachte, dass der Grad der Entwicklung der specifisch assimilatorischen Gewebe von der Beleuchtungsintensität abhängig, dass aber andererseits die Ansicht, dass auch die Form und Orientirung der Zellen, speciell der Palissaden vom Lichte hervorgerufen werde, wie dies namentlich Pick („Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes", Bot. Centralblatt 1882) behauptet hat, unhaltbar sei. Vielmehr betrachtet Heinricher die Orientirung als ausschliesslich von der Stoffleitung beherrscht. Es ist also unrichtig, wenn Eberdt („Über das Palissadenparenchym", Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1888) sagt, Heinricher sei mit Haberlandt einer Meinung. Wieweit ersterer auf Haberlandt's und wie weit auf Stahl's Standpunkt stehe, ist aus folgenden Stellen der citirten Abhandlung ersichtlich: „Diesen anregenden Einfluss des Lichtes für die Erreichung eines quantitativ ausgedehnteren und qualitativ vollkommeneren Assimilationsapparates, und die damit indirect in Beziehung stehende Form der assimilirenden Zellen hat Haberlandt in seiner Schrift allerdings zu wenig betont und speciell den Einfluss nicht gekannt, welchen die Intensität der Beleuchtung auf die Ausbildung der Assimilationsorgane des einzelnen Pflanzenindividuums besitzt". Bezüglich der Orientirung der Palissaden gibt Heinricher „dem Haberlandt'schen Princip, dass die Stellung der assimilirenden Zellen und des gesammten Blattparenchyms von der Aufgabe der Stoffleitung beherrscht werde, entschieden den Vorzug".

Die von Pick dem orientirenden Einflusse des Lichtes zugeschriebenen Verschiebungen der Palissaden erklärte Heinricher als passiv durch Wachsthum und Streckung anderer Gewebe verursacht und er zeigte weiters, dass sowohl im Blatte selbst die Palissaden nach den verschiedensten Richtungen verlaufen können *(Scabiosa ucrainica etc.)*, als auch mitunter durch die Lage des ganzen Blattes eine sehr ungünstige Orientirung der Palissaden (im Sinne

Lichtstrahlen in der Ausbildung ihres Assimilationsapparates beeinflusst wird, so wird sie diese Beeinflussung in hohen

---

Pick's) zu Stande komme *(Isolepis australis)*. Endlich dass sich auch schon in manchen Cotyledonen ein ausgesprochenes Palissadenparenchym entwickele, „dessen Zellen wieder senkrecht zur Oberfläche des Blattes stehen, obgleich hier von einer Einwirkung des Lichtes auf diese Stellung gar keine Rede sein kann".

An einer anderen Stelle heisst es: „Den hohen Einfluss, den das Licht auf die Ausbildung des Assimilationsgewebes besitzt, erweisen zur Genüge die interessanten Beobachtungen Stahl's über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes der Pflanzen und .... meine Untersuchungen über die Verbreitung des isolateralen Blattbaues". In welcher Weise Heinricher die Wirkungsart des Lichtes auffasst, ist in folgendem Satze gegeben: „Der Einfluss des Lichtes dürfte aber nicht so aufzufassen sein, dass er die Form der Zellen direct bestimme; ich erblicke in dem Lichte lediglich den anregenden Factor, der zu einer immer vollkommeneren Gestaltung des Assimilationsgewebes führt." Diesen anregenden Einfluss des Lichtes, welcher nach Heinricher in einer Erhöhung der Assimilationsthätigkeit zu suchen ist, hat auch Eberdt (l. c.) herangezogen, ohne jedoch auf die Ausführungen des Ersteren Bezug zu nehmen.

Ebenso war es auch Heinricher, welcher zuerst die Bedeutung der hereditären Disposition für die Ausbildung des Assimilationsgewebes nachdrücklichst hervorhob. „Die hereditäre Disposition ist für den Bau der Assimilationsorgane entschieden ein bedeutender Factor und Änderungen in der Form der assimilirenden Zellen erfolgen gewiss nur langsam." „Sie (die Entwicklung des Assimilationsapparates) kann aber durch Vererbung auch soweit fixirt worden sein, dass ihre Ausbildung, wenigstens in bestimmten Organen, ohne den directen Einfluss des Lichtes erfolgt; so ist es in den Cotyledonen vieler Pflanzen, die auf der Blattoberseite schon im Samen ein wohlunterscheidbares Palissadengewebe ausgebildet zeigen, ja, bei einigen Centaureen ist auch der isolaterale Bau, mit beiderseitigen Palissaden, schon in den Cotyledonen ausgeprägt." Haberlandt, welcher in einer zweiten Schrift („Über das Assimilationssystem", Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. IV, 1886) sowohl Heinricher's Ansicht von der auslösenden Wirkung des Lichtes als auch die von der Bedeutung der hereditären Disposition acceptirt, bringt noch eine weitere Reihe von Beispielen für die Ausbildung von Palissaden ohne directe Lichteinwirkung. Ebenso beschreibt er an derselben Stelle sehr interessante Fälle, welche einen weiteren Beweis liefern, dass die Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes von der Richtung der Lichtstrahlen nicht abhängig sein kann. Auch Eberdt bestätigte experimentell die erstere Thatsache, aber auch hier, ohne die vorhergehenden Angaben zu berücksichtigen.

Durch die Arbeit von Eberdt und die zweite Haberlandt's fanden also die Angaben Heinricher's nur eine Bestätigung und Erweiterung. Den

Regionen in gleichfalls gesteigertem Masse erfahren. Es ist nach dem Gesagten selbstverständlich, dass die gesteigerte Einwir-

---

schönsten Beleg für die Richtigkeit dieser Auffassungen lieferten aber die Untersuchungen von Volkens („Die Flora der egypt.-arab. Wüste etc.“). Ich glaube, dass auch die Resultate der vorliegenden Arbeit als eine Ergänzung in diesem Sinne angesprochen werden müssen.

Noch möchte ich einige specielle Bemerkungen zu der citirten Abhandlung von Eberdt hinzufügen. Bei seinen Experimenten zur Frage über die Nothwendigkeit des Lichtes zur Ausbildung von Palissaden hat Eberdt die Bedeutung der ererbten Disposition ganz ausser Acht gelassen und aus dem Umstande, dass er auch bei Lichtentzug normale Palissadenbildung fand, den Schluss gezogen, dass dem Lichte keine auslösende Wirkung zukomme. Dass dieser Schluss unberechtigt ist, wurde schon oben erörtert. Ferner aber spricht er folgenden Satz aus: „Strebte die Pflanze einen Schutz gegen allzustarke Transpiration an, so wäre wohl das nächstliegende, dass sie eben das transspiratorische Gewebe, das Schwammparenchym verminderte; dies tritt aber nirgends ein. In Sonnen- wie in Schattenblättern — will sagen in solchen, die viel und in solchen, die wenig assimiliren — ist die Anzahl der Lagen dieses Gewebes völlig gleich, wie aus meinen oben beschriebenen Versuchen und Beobachtungen hervorgeht.“ Diese Behauptung ist wohl entschieden unrichtig. Für Fälle geringer Plasticität mag dies vielleicht zutreffen, nicht aber im Allgemeinen. Heinricher sagt in der citirten Schrift: „So sehen wir bei der Ermöglichung einer gesteigerten Assimilationsthätigkeit dorsiventrale Blätter ihr Schwammparenchym mehr minder aufgeben, und die Gestalt der Zellen der nun wichtigeren Function, der Assimilation anpassen.“ Beigefügte Abbildungen, so beispielsweise Querschnitte eines Sonnen- und Schattenblattes von *Centaurea,* illustriren diese Thatsache sehr deutlich. Auch meine eigenen Beobachtungen liefern derartiges Beweismaterial. Man betrachte nur die Abbildungen von *Potentilla nitida* und *Senecio incanus,* von denen namentlich erstere die Mehrbildung von Palissaden auf Kosten des Schwammgewebes unverkennbar zeigt. Auch bei den Übergangsformen zu isolateralem Bau lässt sich dies Vorkommen leicht constatiren. Es soll damit natürlich nicht behauptet sein, dass die stärkere Palissadenbildung als Schutzmittel gegen Transpiration aufzufassen sei; ich will nur darauf hinweisen, dass thatsächlich (wenigstens bei „plastischen“ Formen) mit stärkerer Insolation eine Verminderung des Schwammgewebes in Folge Vermehrung der Palissaden eintritt.

Auch Eberdt's Behauptung: „Das Licht ist niemals im Stande selbstständig Palissadenparenchym hervorzurufen, scheint mir zu weit zu gehen. Wenn Pflanzen, stärkerer Besonnung ausgesetzt, ein vollkommeneres Palissadengewebe ausbilden, was ist dies anderes als eine selbständige Wirkung des Lichtes? Auf welchem Wege es diese Wirkung erzielt, ob direct oder indirect, bleibt sich gleich; jedenfalls ist es das Licht allein, welches diese Veränderung hervorruft.

kung des Lichtes dort den grössten Effect erzielen wird, wo von vorneherein starke Neigung zur Palissadenbildung vorhanden ist, weil hier die inneren und äusseren Factoren einander gleichsam entgegen kommen, während dort, wo schwache Tendenz zur Palissadenbildung vorliegt, oder dieselbe gar erst geweckt werden müsste, diese hereditäre Indisposition ein Hinderniss für die vollkommenere Entwicklung des Assimilationssystems bildet.

Es fragt sich nun, ob wirklich in der Höhe die Insolation eine so weit gesteigerte ist, dass man ihr einen merkbaren Einfluss auf die Blattstructur zuschreiben darf. Die Thatsache der Strahlungszunahme ist zur Genüge bekannt; was den Grad des Unterschiedes betrifft, so mögen einige Zahlen darüber Aufschluss geben:[1] Messungen von Violle ergaben, dass (bei ganz heiterem Himmel) die Intensität der Sonnenstrahlung auf dem Montblancgipfel (4800 *m*) um 15% grösser, als am Bossongletscher (1200 *m*) und um 26% grösser als im Niveau von Paris war. Während bis zur Ebene 25—30% der Sonnenstrahlen absorbirt werden, fehlten am Gipfel des Montblanc nur 6%.

Sprechend ist auch die Zunahme der Unterschiede zwischen der Temperatur in der Sonne und im Schatten mit der Seehöhe. Relative Messungen von Frankland ergaben unter anderen folgende Daten:

Ort	Seehöhe in *m* Sonnenhöhe 60°	Thermometer im Schatten	Thermometer im Sonne
Whitby	20	32·2	37·8
Pontresina	1800	26·5	44·0
Bernina H.	2330	19·1	46·4
Diavolezza	2980	6·0	59·5

Während also in der Ebene der Temperaturunterschied 5·6° betrug, war derselbe in der Höhe von circa 3000 *m* auf 53·5° angewachsen. Die Intensitätszunahme der Sonnenstrahlung ist also eine ganz bedeutende.

Auf Eberdt's Sätze über die Wirkung von Transpiration und Assimilation auf den Blattbau werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

[1] Entnommen aus: Hann, Handbuch der Klimatologie, S. 143.

Hingegen lässt sich gegen ihre Bedeutung für die Vegetation der sehr berechtigte Einwand erheben, dass ja gerade in den Sommermonaten, also zur eigentlichen Vegetationszeit, in den Höhen der grösste Percentsatz an Wolkenbildung zu verzeichnen ist, dass oft tagelang die starke Insolation gar nicht zur Geltung kommen kann. Diese Thatsache hat auch Leist zur Erklärung seines Befundes heranzuziehen versucht. Dass bezüglich der Bewölkung in der Höhe auch örtliche Verhältnisse mitspielen, ist selbstverständlich; im Allgemeinen haben jedoch in höheren Regionen, namentlich in den Alpen, Frühling und Sommer die grösste Trübung, während der Winter die heiterste Jahreszeit ist. Also gerade der entgegengesetzte Gang, wie in der Niederung. Hann[1] gibt folgende, aus zahlreichen Beobachtungen abgeleitete Mittelwerthe:

		Mittlere Bewölkung				
Höhe		Winter	Frühling	Sommer	Herbst	Jahr
Ebene Schweiz...	420	**7·3**	5·8	5·2	6·2	6·1
Tirol	1300	4·6	**5·8**	5·4	5·2	5·2
Tirol	1830	3·7	4·6	**5·0**	4·2	4·4
E- und W-Alpen .	2600	4·6	**6·1**	5·6	5·5	5·4

In Leist's citirter Abhandlung finden sich für Schweizer Gebiete Tabellen über die Zahl der Nebeltage und eine weitere über die Monatssumme der Sonnenscheindauer, welche beide die Frage in demselben Sinne entscheiden. Wir müssen also sagen, dass den Alpenpflanzen zwar eine kürzere Dauer des Sonnenscheins, aber eine desto grössere Intensität desselben geboten wird. Was gibt nun den Ausschlag?

Leist wollte diese Frage auf experimentellem Wege lösen. Mehrere Exemplare seiner Versuchspflanze, *Saxifraga cuneifolia*, wurden im Mai, Juni und Juli immer nur um die Mittagszeit $2^1/_2$ Stunden an einer sehr sonnigen Stelle des botanischen Gartens in Bern dem directen Sonnenlichte ausgesetzt; in der übrigen Zeit wurden sie verdunkelt. Weil nun hier gar keine Palissadenbildung zu bemerken war, während

[1] L. c. p. 179.

ganz schattig gezogene Exemplare durch Entwicklung wenigstens einer schwachen Palissadenreihe den Sonnenblättern näher standen, schliesst Leist, »dass, wenn es zur Bildung von Palissaden kommen soll, auch eine bestimmte Insolationsdauer nothwendig ist, die nicht durch sehr grosse Intensität der Insolation ersetzt werden kann«. Gegen die Anwendbarkeit der Resultate dieses Experimentes bezüglich der Lebensbedingungen der alpinen Gewächse lassen sich nun folgende Gründe geltend machen: Erstens darf man, wenn man die Ersatzfähigkeit der längeren Dauer des Sonnenscheins durch grössere Intensität desselben für alpine Regionen prüfen will, nicht im botanischen Garten zu Bern experimentiren, wo die Intensität an sich eben nicht angenähert diese Stärke besitzt. Daraus, dass in der Ebene die Insolation nicht stark genug ist, um im $2^1/_2$ Stunden den nöthigen Effect zu erzielen, folgt noch lange nicht, dass dies auch in bedeutenden Höhen so sein müsse, vielmehr lässt sich aus dem bisher Gesagten eher das Gegentheil vermuthen. Zweitens ist zu bedenken, dass die Pflanze im Freien auch bei sonnenlosem Himmel nicht wie in einem schwarzen Kasten steckt, sondern dem diffusen Tageslicht ausgesetzt ist, welches selbst, wie der genannte Versuch zeigte, schon einen Einfluss ausübt. Drittens ist zu beachten, dass wohl auch in den alpinen Regionen der Sonnenschein nicht regelmässig auf so kurze Zeiträume, wie $2^1/_2$ Stunden vertheilt sein wird, dass Tage mit vielstündigem und solche mit wenigstündigem Sonnenscheine abwechseln dürften. Während nun jene $2^1/_2$ Stunden vielleicht zu kurz sein können, um eine genügende Assimilationsenergie anzuregen, kann sehr wohl eine länger andauernde Anregung (bei gleichzeitig erhöhter Wirkungskraft) hinreichend sein, um unter Einwirkung des diffusen Tageslichtes eine wenigstens schwache Nachwirkung zu hinterlassen, bis neuer Sonnenschein das begonnene Werk fortsetzt. Hiezu kommt noch, dass Leist's Versuchspflanze für gewöhnlich an schattigen Plätzen vorkommt und auch nicht den eigentlich alpinen, sondern nur den subalpinen Gewächsen beizuzählen ist, daher für solche Versuche durchaus ungeeignet erscheint. Wenn man der nicht abweisbaren Ansicht Raum gibt, dass

durch intensive Sonnenstrahlung die assimilatorische Thätigkeit der Pflanze erhöht werde, und sich vergegenwärtigt, in welcher Stärke jene in der Höhe vorhanden ist, so wird man zugeben müssen, dass auch bei einer, in Summa geringeren Sonnenscheindauer den alpinen Gewächsen schon hierin Veranlassung zu stärkerer Palissadenbildung gegeben sein könne.

Wenn nun einerseits in Folge der geringeren Dichte der zu passirenden Luftschichten den alpinen Gewächsen schon von vorneherein ein grösseres Lichtquantum zu Gebote steht, so kommt anderseits noch eine vortheilhafte Beziehung hinzu, auf welche kurz hinzuweisen mir gestattet sei. Die Pflanzenphysiologie hat bekanntermassen gezeigt, dass nicht die sogenannten chemischen Strahlen des Lichtes die assimilatorisch eigentlich wirksamen sind, sondern dass dieser Einfluss vor allem der geringer brechbaren Hälfte des Spectrums zukomme. Andererseits haben viele, von Meteorologen und Physikern angestellte Versuche ergeben, dass Wasser und Wasserdampf gerade auf die Absorption dieser weniger brechbaren Strahlen einen sehr erheblichen Einfluss haben.[1] Wenn wir weiter beachten, dass mit der Seehöhe der absolute Feuchtigkeitsgehalt der Luft rasch abnimmt, dass die höheren Luftschichten einen viel geringeren Gehalt an Wasserdampf aufweisen, so ergibt sich daraus ganz logisch die Consequenz, dass in der Höhe auch eine geringere Absorption der weniger brechbaren Strahlen statt hat, und dass daher in hohen Regionen nicht nur wegen der überhaupt grösseren Mengen, sondern speciell auch wegen des grösseren Reichthums an assimilatorisch anregenden Strahlen das Licht auf die Assimilationsenergie fördernd einwirkt. — Bezüglich der Abnahme des Wasserdampfgehaltes mit der Höhe entnehme ich aus Hann (l. c.) folgende Stelle: »Die Abnahme des Wasserdampfgehaltes der Atmosphäre mit der Höhe erfolgt in

---

[1] Nach Hann (l. c. S. 143) ergaben Violle's Messungen, dass durch den atmosphärischen Wasserdampf eine fünfmal grössere Wärmemenge absorbirt werde als durch die trockene Atmosphäre.

einem sehr raschen Verhältniss, viel rascher als die Abnahme des Luftdrucks. Die folgende kleine Tabelle gibt den relativen Wassergehalt der Luft für einige Höhenintervalle, jenen an der Erdoberfläche gleich eins gesetzt und ebenso den relativen Luftdruck oder die relative Dichte der Atmosphäre zum Vergleiche damit:«

Seehöhe	Wasserdampf	Luft
0	1·00	1·00
1000	0·73	0·88
2000	0·49	0·78
3000	0·35	0·69
4000	0·24	0·61

(Die weiteren Höhen wurden weggelassen, da sie für uns kein Interesse haben.)

In Beziehung auf diese Tabelle sagt Hann weiter: »Auf einer Seehöhe von 2000 *m* hat man schon die halbe Wasserdampfmenge unter sich, in 4000 *m* circa $^3/_4$ derselben und in 6500 *m* volle $^9/_{10}$, während der Luftdruck zwischen 5000 und 6000 *m* erst den halben Betrag des Druckes an der Erdoberfläche erreicht.« Also bereits in einer Höhe von 2000 *m* beeinflussen gerade die assimilatorisch wirksamen Strahlen die Vegetation schon mit doppelter Intensität; eine Thatsache, die gewiss einiger Beachtung werth erscheint.

Nachdem wir dergestalt constatirt haben, dass wir berechtigt sind, der Strahlung in der Höhe jene postulirte Wirkung zuzuschreiben, haben wir noch zwei weitere Thatsachen ins Auge zu fassen, welche eine gesteigerte Ausbildung des Assimilationsapparates für die Pflanze als Bedürfniss erscheinen lassen. Zunächst nenne ich die schon mehrfach betonte kurze Vegetationszeit der alpinen Gewächse. Während eine Pflanze der Niederung in unseren Breiten unter günstigen Verhältnissen 6 Monate zu ihrer Entwicklung zur Verfügung hat, kann man diese für die höheren Gebiete höchstens auf drei Monate anschlagen. In dieser Spanne Zeit muss die Pflanze wachsen, blühen, fruchten, ja in vielen Fällen für neue Treibfähigkeit der überwinternden Organe durch Hinterlegung von Reservestoffen sorgen — darf es da Wunder nehmen, wenn die Natur sich zu

helfen sucht und die Pflanze ihre Nahrung bildenden Organe, soweit ihr die Fähigkeit dazu gegeben ist, zu verbessern trachtet, um so mehr, wenn, wie wir sehen, die äusseren Bedingungen diesem Streben entgegen kommen? Wohl läge der Natur der Weg offen, durch üppige Entfaltung der Vegetationsorgane eine ausgiebigere Assimilation anzubahnen; aber erstens treten dem wohl andere klimatische Factoren entgegen und zweitens wäre ja damit selbst ein reicher Stoffverbrauch verbunden, weshalb das andere Mittel, Vermehrung und Vervollkommnung des Assimilationsgewebes vortheilhafter erscheint.

Diese anatomische Anpassungserscheinung wird aber in ihrem teleologischen Charakter noch klarer, wenn wir den Kohlensäuregehalt der Luft ins Auge fassen. Wie bekannt, enthält die Luft nach neueren Messungen circa 0·03 % Kohlensäure. Man hatte längere Zeit geglaubt, dass in der Höhe diese Zahl eine Veränderung erleide, indess haben neuere Untersuchungen wahrscheinlich gemacht, dass dem nicht so sei. Beispielsweise fanden Müntz und Aubin[1] auf der Spitze des Pic du Midi einen Kohlensäuregehalt von 0·0286 %, eine Zahl, welche von der am Fusse desselben berechneten fast gar keinen Unterschied zeigt. Von dem procentischen, also dem relativen Kohlensäuregehalt werden wir mithin keine Aufschlüsse erwarten können; wohl aber geben uns einen solchen die absoluten Gewichtsmengen der Kohlensäure in verschiedenen Höhen. Da die Luft, je höher man steigt, desto weniger dicht, muss das Gewicht der in einem Cubikmeter enthaltenen Luftmenge geringer werden und in gleichem Masse, da das volumprocentische Verhältniss dasselbe bleibt, auch das Gewicht der darin enthaltenen Kohlensäure. Wir sehen uns daher genöthigt zu sagen, dass trotz des gleichen relativen Kohlensäuregehaltes den Pflanzen der Hochgebirge in einem, dem Volumen nach gleichen Luftquantum eine geringere Menge dieses Gases zur Assimilation geboten wird, als den Pflanzen der Niederung. Wie weit diese Beeinflussung geht, ist aus folgender Tabelle ersichtlich.

[1] Müntz et Aubin, Sur les proportions d'acide carbonique dans les hautes régions de l'atmosphère. Compt. rend. de l'Acad. d. scienc. 1881.

Tabelle

über die

Abnahme des absoluten Kohlensäuregehaltes der Luft mit der Höhe.[1]

Seehöhe in Metern	Mittlerer Barometer-stand	Mittlere Jahres-temperatur	Gewicht eines Cubikmeter Luft	Gewicht der in 1 m^3 Luft enthaltenen CO_2
580 (Innsbruck)	709	8·0°	1171·95 *g*	0·539 *g*
1400	639	3·9°	1070 79 »	0·493 »
1600	623	2·9°	1047·81 »	0·482 »
2000	593	0·9°	1005·22 »	0·462 »
2200	578	— 0·1°	983·04 »	0·452 »
2500	557	— 1·6°	953·37 »	0·438 »
2800	536	— 3·1°	922·05 »	0·424 »

Wie man sieht, ergeben sich ganz beachtenswerthe Differenzen. In einem Cubikmeter Luft erhält eine Pflanze auf 2800 *m* hohem Standorte um 0·115 *g* weniger Kohlensäure, als eine Pflanze im Thale bei 580 *m* Höhe. Im Vergleich mit den überhaupt sehr kleinen Kohlensäuremengen der Luft ist diese Abnahme für die Assimilation unstreitig von Bedeutung. Bei einer Seehöhe von 2200 *m* dagegen, aus welcher die Mehrzahl der untersuchten Pflanzen stammte, beträgt der Unterschied immer noch 0·087 *g*. Der relative Kohlensäureverlust pro 1 m^3 Luft ist für die Höhe 2800 gegenüber der Höhe 580 über ein Fünftel, nämlich $\frac{1}{4\cdot 69}$, für die Höhe 2200 dagegen immer noch $\frac{1}{6\cdot 18}$. — Es lässt sich dies Verhältniss auch noch in anderer Weise veranschaulichen, indem man sagt: Um dasselbe Kohlensäurequantum zur Assimilation benützen zu können, welches einer Pflanze bei 580 *m* Standortshöhe in 1 m^3 Luft geboten würde, bedarf sie in 2800 *m* Höhe 1·271 m^3 Luft, in 2200 *m*

[1] Berechnet nach der Formel $p = \frac{1293}{1 + \alpha t} \cdot \frac{b}{760}$, wobei p das Gewicht von 1 m^3 Luft, t die mittlere Jahrestemperatur und b der mittlere Barometerstand der betreffenden Höhenregion ist. Das Gewicht der in p enthaltenen Kohlensäure berechnet sich dann nach der Formel: $q = p\ 0\cdot 0003 . 1\cdot 5291$, wobei 1·5291 das Gewicht der Kohlensäure, auf Luft als Einheit bezogen ist.

Höhe $1 \cdot 192\, m^3$, d. h. also, sie muss im ersten Falle 271, im zweiten Falle 192 Liter Luft mehr durch ihr Assimilationsgewebe streichen lassen. Wir finden also, dass hier ganz besonders Ursache vorliegt, das Assimilationsgewebe zu vervollkommnen, und zwar nicht bloss in dem Sinne, dass die assimilirenden Zellen vermehrt und dem Zwecke entsprechender ausgestaltet werden, sondern auch in der Hinsicht, dass, um die Kohlensäure der Luft besser auszunützen und einen lebhafteren Gasaustausch zu erzielen, auch das Intercellularsystem und dessen Ausführungsstellen vermehrt und dem Zwecke angepasst werden. Den folgenden Darlegungen vorgreifend, will ich hier gleich der Vermuthung Raum geben, dass die, im Allgemeinen doch lockere Structur der Alpenblätter, sowie die allgemein exponirte Lage der Spaltöffnungen wenigstens zum Theil auch in diesem Sinne aufzufassen ist.

Bisher haben wir aber nur das Assimilationssystem in Bezug auf die Förderung seiner Elemente betrachtet und dabei als antreibende Agentien gefunden: Bedeutend erhöhte Strahlungsintensität, verkürzte Vegetationszeit und verminderter Kohlensäuregehalt; als eventuell zurückhaltende: Erbliche Indisposition zur Palissadenbildung und geringe Plasticität überhaupt. Jemehr letztere das Übergewicht erhalten, desto geringere Anpassung an jene Factoren wird eine Pflanze auch in bedeutender Höhe in ihrer Blattstructur erkennen lassen.

Bei alledem haben wir aber immer die stillschweigende Voraussetzung gemacht, dass eine Pflanze im schlimmsten Falle auf die veränderten Verhältnisse nicht reactionsfähig sei, dass sie aber durch dieselben nicht direct geschädigt werde. Auch dieser Fall ist aber möglich, ja, bei typischen Thalpflanzen, wenn sie in bedeutendere Höhen versetzt werden, sogar sicher. Es ist sehr wohl denkbar, dass eine Species durch die plötzlich veränderten Lebensbedingungen in der gesammten Organisation so geschwächt werde, dass trotz der anregenden Agentien das gerade Gegentheil, eine schwächere Ausbildung der latenten Dispositionen, als Resultat erscheine. Gerade von der intensiven Sonnenstrahlung ist eine solche Wirkung am meisten zu vermuthen. Ebenso mag die niedrigere Temperatur von Bedeutung sein, namentlich die grossen Temperatur-

schwankungen in den hohen Regionen, welche sich aus der grossen Differenz der Sonnen- und Schattentemperatur ergeben müssen. — Wenn daher Leist in seiner Arbeit Culturgewächse und typische Thalpflanzen anführt, deren Assimilationsgewebe in der Höhe eine Reduction erfährt, so erscheint mir dies hier begreiflicher, als in anderen Fällen. So zum Beispiel führt Leist Vergleichsexemplare von *Lactuca sativa* aus kleinen Gemüsegärten am Gotthardt-Hospiz an, von denen er jedoch sagt, dass ihr Wachsthum mit etwa sechs Blättern schliesst, »ohne dass es zur Kopfbildung kommt«. Da liegt doch schon ein Beweis, dass die Pflanze in jener Höhe kein normales Gedeihen mehr findet und passen solche Pflanzen nicht mehr in unsere Frage. Ich habe im ersten Theile auch auf eine Pflanze von *Vaccinium Vitis Idaea* hingewiesen, welche bei 2200 *m* hohem und sehr sonnigem Standorte die Palissadenbildung stark reducirt zeigte, aber auch im Ganzen eine ziemlich zwerghafte Gestalt aufwies. Mag man nun aber diesen letzten Fall als einen krankhaften Zustand auffassen oder nicht, jedenfalls bleibt die im Allgemeinen zum Ausdruck kommende Anpassungstendenz der Alpenpflanzen bestehen. Auch hat es gar nichts Gezwungenes, die wenigen Fälle rückschreitender Palissadenbildung auf schädliche, den Organismus allgemein schwächende Beeinflussung durch klimatische oder locale Verhältnisse zurückzuführen.

Fassen wir jetzt das negative Resultat unserer Beobachtungen ins Auge, das sich auf den Mangel allgemeinerer Schutzeinrichtungen bezieht.

Volkens[1] weist darauf hin, dass in unseren Klimaten hervorragende Schutzanpassungen nicht zu finden seien, weil hier die Natur keine entsprechenden Extreme darbiete. Natürlich lässt sich ein Unterschied im anatomischen Bau bei trockenem und feuchtem Standorte oft leicht nachweisen, aber eine Kenntniss von der vollen Reactionsfähigkeit des Pflanzenkörpers werden wir in unseren Regionen nur in seltenen Fällen gewinnen können.

---

[1] Volkens, Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. (Jahrb. d. Berl. bot. Gart. Bd. III, 1884.)

Es handelt sich zunächst darum, welchen Feuchtigkeitsverhältnissen die alpine Vegetation ausgesetzt ist. Da für die Transpiration nur der relative Feuchtigkeitsgehalt der Luft in Betracht kommt, so hat die oben betonte Thatsache der Abnahme der absoluten Wasserdampfmenge in dieser Frage keine Bedeutung. In der Höhe ist aber der relative Gehalt, also der Sättigungsgrad der Luft ein grösserer.[1] Indessen wäre es gefehlt, diesen allein für die Evaporationskraft in der Höhe in Rechnung zu bringen. Auch der verminderte Luftdruck, welcher eine raschere Verbreitung der gebildeten Wasserdämpfe ermöglicht und die bei schöner Witterung vorübergehende Lufttrockenheit sind zu berücksichtigen. Ebenso die Temperaturverhältnisse. Wenn daher Leist unter Zugrundelegung dieser Factoren berechnet, dass im Ganzen die Verdunstungsmenge mit der Höhe abnehme, so ist das sicher richtig. Dass sie in der That eine geringe sein müsse, zu diesem Schlusse wird man auch schon durch die anatomischen Verhältnisse geleitet.

Neben der grossen Luftfeuchtigkeit betont Leist auch mit Recht die höhere Bodenfeuchtigkeit. Der Regenfall nimmt, wie bekannt, mit der Höhe zu. Dafür liegen verschiedene Gründe vor. Einmal sind die allgemeinen Luftströmungen gezwungen, an den Abhängen ihnen entgegenstehender Gebirge emporzusteigen, und das Aufsteigen eines Luftstromes hat immer eine theilweise Condensation des in ihm enthaltenen Wasserdampfes zur Folge. Anderseits entstehen in den Gebirgen bei stiller Witterung auch locale aufsteigende Luftströme. In Folge der häufigen Niederschläge und der gleichzeitig geringeren Verdunstungsmenge wird daher der Boden eine erhöhte Feuchtigkeit besitzen. Dass dieses Verhältniss aber nicht schlechtweg als

---

[1] Hann sagt darüber (l. c. S. 176): »....In höheren Breiten liegt dieses dampfgesättigte Luftstratum im Winter in geringerer Höhe, oft tage- und wochenlang auf dem Boden selbst aufliegend (die obere Grenze desselben schätzt Mühry für die Schweiz im Mittel zu 1000 *m*), im Sommer dagegen in viel grösserer Höhe. Der Gang der relativen Feuchtigkeit ist deshalb auf grösseren Höhen der umgekehrte von dem der Niederungen....« Da leider von Gebirgsstationen diesbezüglich wenig verlässliche Angaben vorliegen, muss ich mich mit dieser Notiz und dem Hinweis auf die oben gegebene Tabelle der mittleren Bewölkung begnügen.

für alle alpinen Standorte existirend angenommen werden darf, braucht wohl nicht hervorgehoben zu werden. Dass jene Pflanzen, welche auf Sand- oder Steingerölle sich finden, welche Substrate ein geringes Vermögen zur Festhaltung des Wassers besitzen, anderen Bedingungen unterworfen sind, als die auf feuchter Erde einer dichten Alpenwiese wachsenden, ist selbstredend. Erstere dürften wohl auch meist durch grössere Ausbildung des Wurzelsystems der erschwerten Wasseraufnahme Rechnung tragen. Ein Gleiches gilt von den Felsenpflanzen, welche auf die in den Ritzen und Klüften des Gesteins zurückbleibenden Wassermengen angewiesen sind. Es wäre voreilig, für alle alpinen Standorte höhere Bodenfeuchtigkeit zu postuliren. Im Allgemeinen wird diese allerdings vorhanden sein.

Wenn man nun sieht, dass die Transpiration in der Höhe eine herabgesetzte ist, so muss man sich nun fragen, in welcher Weise wohl der Blattbau dadurch beeinflusst werden könne. Ehe ich jedoch darauf eingehe, sehe ich mich veranlasst, auf eine Arbeit Schimper's zu verweisen,[1] wo derselbe mittheilt, dass die Hochgebirgsflora Javas ein xerophiles Gepräge habe. Ich möchte dabei nur auf eine Stelle Bezug nehmen, wo Schimper sagt: »Die alpine Flora unserer Gebirge ist, wenn auch unter geringerer Höhe, den gleichen Factoren wie diejenige Javas unterworfen. Die Krummholzbildung, die Baumlosigkeit der höchsten Regionen, die geringe Grösse der alpinen Sträucher, die mächtige Wurzelbildung, die Dickblätterigkeit, die Behaarung werden der niedrigen Temperatur zugeschrieben, als Schutzmittel gegen Winterkälte und den Druck des Schnees aufgefasst. Sie kehren aber auf Java in ganz ähnlicher Weise wieder, bei einer nahezu constanten Temperatur. Anderseits unterliegt es keinem Zweifel, dass der Charakter unserer alpinen Vegetation ein ganz xerophiles Gepräge trägt, dass die vorhin erwähnten Eigenthümlichkeiten sonst als Folgen erschwerter Wasserversorgung auftreten. Ich trage daher kein Bedenken, die Eigenthümlichkeiten der europäischen Hochgebirgsfloren ebenso wie diejenigen der javanischen, auf

---

[1] Schimper, »Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas. (Sitzber. d. k. preuss. Akad. d. W. z. Berlin 1890.)

die durch Luftverdünnung und stärkere Insolation bedingte grössere Transpiration und die dadurch erschwerte Wasserversorgung zurückzuführen.«

Mag nun die javanische Alpenflora xerophilen Charakter besitzen, von der unserer Hochgebirge wird man dies nur mit Beschränkung sagen können; denn ausser Formen wie *Azalea* und *Empetrum* habe ich keine gefunden, welche diese Bezeichnung eigentlich rechtfertigen würden. Wenn einerseits eine Herabsetzung der transspirirenden Oberfläche durch Abnahme der Blattgrösse erfolgt, so wird dieser Erfolg theilweise durch die, wie wir sahen, grössere Oberfläche im Inneren compensirt; wenn ferner im Allgemeinen die Verdickung der Epidermiswand keine auffallende ist, wenn weiters schon schwach vertiefte Spaltöffnungen selten und die meisten der Luft geradezu ausgesetzt sind, wenn Wassergewebe unter den untersuchten Arten gar nicht, Trichomschutz nur in Ausnahmefällen in gesteigertem Masse zu finden war, so glaube ich, die Behauptung für berechtigt halten zu dürfen, dass im Allgemeinen unserer Alpenflora kein hervortretendes xerophiles Gepräge zukomme.

Es scheint ausserdem, dass Schimper bezüglich des Einflusses der Insolation auf den Blattbau die Transpiration in den Vordergrund dränge. Vesque[1] spricht sogar direct die Ansicht aus, dass das Licht auf die Palissadenbildung nicht mittelst der Kohlenstoffassimilation, sondern mittelst der Transspiration wirke. Dabei wird aber, wie es scheinen will, die Thatsache übersehen, dass mit einer starken Entwicklung der Palissaden durchaus nicht ein dichtes Gefüge derselben Hand in Hand gehen muss, und weshalb locker gestellte Palissaden, wenn sie vielleicht ausserdem durch zahlreiche Spaltöffnungen mit der Atmosphäre in Verbindung stehen, nicht ebenso gut stark transpiriren sollen wie das lockere Schwammgewebe, ist nicht einzusehen. Obige Ansicht gibt der Consequenz Raum, dass bei starker Transpiration, auch bei intensiver Beleuchtung, keine ausgiebige Palissadenbildung vorkommen könne. Dem widersprechen aber direct die Thatsachen. Gerade isolaterale

[1] Vesque, Sur les causes et sur les limites des variations de structure de végétaux. (Ann. agron. T. IX u. X.)

Blätter, bei denen das Palissadengewebe hoch ausgebildet ist, zeigen sehr oft eine lockere Structur. Heinricher gelangt auf Grund seiner Beobachtungen zu folgenden Sätzen: »Die beiden Factoren, starke Besonnung und Trockenheit, treten an den Standorten der Pflanzen mit isolateralem Blattbau meist vereint auf, doch scheint für die Ausbildung eines solchen Blattbaues die Trockenheit des Standortes keine nothwendige, nur eine mit der starken Insolation in der Regel gepaarte, secundäre Bedingung zu sein. Wir finden nämlich isolateralen Blattbau auch an Pflanzen, die entschieden feuchte Standorte bewohnen, ausgeprägt, oder doch mehr minder scharf angedeutet.«[1] »Die erwähnte Thatsache, dass wir bei vielen isolateral gebauten Blättern die eben angeführten, auf eine Herabsetzung der Transpiration hinwirkenden Behelfe nicht angewandt finden, obgleich sie einfacher erscheinen, als der Übergang von dorsiventraler zu isolateraler Ausbildung, endlich auch der Umstand, dass sich Verticalstellung und isolateraler Bau auch an Pflanzen entschieden feuchter Standorte vorfindet, scheinen gegen die Auffassung, ein solcher Blattbau repräsentire zunächst eine Anpassung zum Zwecke einer verminderten Transpiration, zu sprechen.« Volkens[2] betont in demselben Sinne mit Nachdruck, dass viele Wüstengewächse, welche im Baue ihrer Epidermis, Spaltöffnungen, Trichome etc. ein grosses Schutzbebürfniss gegen Transpiration erkennen lassen, dennoch, bei oft ausschliesslicher Palissadenbildung, so grosse Lockerheit im Assimilationsgewebe besitzen, dass die Palissaden häufig nur mehr an den Querwänden in Verbindung stehen. Letztere Erscheinung wurde schon von Heinricher[3] beobachtet. Gilg[4] bestätigt gleichfalls vollkommen diese Ausführungen von Volkens.

---

[1] L. c. — Namentlich gilt dies von den nordamerikanischen Arten der Gattung Boltonia, speciell von *Boltonia glastifolia,* deren grosse Intercellulargänge im Stengel den mindestens sumpfigen Standorten der Pflanze entsprechen, während das Blatt einen weit vorgeschrittenen isolateralen Bau zeigt.

[2] Die Flora der egyptisch-arabischen Wüste etc.

[3] L. c.

[4] Gilg, Beiträge zur vergl. Anatomie der xerophil. Familie der Restiaceen. (Engler's bot. Jahrb. XIII.)

Wenn nun aber, wie Vesque anzunehmen scheint, das Palissadengewebe aus Transpirationsrücksichten gebildet würde, so könnte es einen Schutz nur mittelst der durch die Form seiner Elemente ermöglichten engen Lage gewähren. Wenn aber gerade bei Xerophyten und auch bloss bei unseren Sonnenpflanzen neben intensiver Palissadenbildung ein reiches Intercellularsystem bestehen kann, ja bei ersteren das naheliegendste Schutzmittel — Einschränkung der Verdunstungsfläche im Inneren — häufig geradezu umgangen wird, um durch complicirte Vorrichtungen ersetzt zu werden, so wird die Transpiration als Ursache der Palissadenbildung sehr in Frage gestellt.

Leist acceptirt gleichfalls die Ansicht, dass für den Blattbau die Transpiration ausschliesslich massgebend sei, und geht darin so weit, dass er auf Grund der von ihm angeführten Thatsache, dass Pflanzen, »welche in der Tiefe nie sich aus dem Schatten des Waldes hinauswagen, in der alpinen Region an freien sonnigen Stellen mit dem gleichen Umfange und ganz gleichem Bau ihres Assimilationsgewebes vorkommen«, den Satz ausspricht: »— man könnte dies als einen Beweis dafür ansehen, dass die Blätter im Schatten in der Tiefregion nicht wegen des Lichtmangels, sondern wegen der geringeren Transpiration und grösseren Bodenfeuchtigkeit einen anderen Bau erhalten«. Es dürfte aber der Grund dieser Gleichheit, wo dieselbe überhaupt vorhanden, wohl in der Unfähigkeit, sich den neuen Verhältnissen anzupassen, zu suchen sein, falls nicht von vorneherein eine Schädigung durch den ungewohnten Beleuchtungsgrad stattgefunden hat.

Wenn also hochentwickelte Palissadenbildung und lockere Structur des Mesophylls einerseits bei sehr grosser Verdunstungsgefahr (wie die Untersuchungen von Volkens zeigen), anderseits bei herabgesetzter Transpiration (wie die Beobachtungen von Heinricher und die vorliegende Untersuchung beweisen) vorkommen kann, so wird man der Transpiration keine so weitgehende Bedeutung beimessen dürfen. Nach meinem Dafürhalten sind Assimilation und Transpiration nebeneinander an dem Aufbaue des Mesophylls thätig, jedoch dürfte der Einfluss der ersteren der überwiegendere

sein. Die Pflanze zeigt das unverkennbare Bestreben, nach Massgabe ihrer specifischen Eigenschaften, die Assimilation unter dem Einflusse des Lichtes zu einer möglichst ausgiebigen zu gestalten; sie muss aber auch bedacht sein, sich vor den Folgen zu starker Transpiration zu schützen. Es werden mithin die beiden Principien, Erhöhung der Assimilation und Schutz vor grosser Transpiration, beide in ihren Folgen für die Pflanze wichtig, einander nach Massgabe der obwaltenden Umstände mehr minder compensiren. Da aber neben hereditärer Disposition noch manche Nebenumstände mitwirken können, so ist es nicht immer leicht, das Überwiegen nach der einen oder anderen Seite zu verstehen.

Nur durch diese Annahme des gleichzeitigen Wirkens beider Principien ist das Verhalten der Blätter der Alpenpflanzen zu verstehen. Wollte man die Blattstructur nur von der Transpiration abhängig machen, so müsste der Übergang von hochentwickelter Palissadenbildung an trockenem Standorte bis zum Verschwinden oder zur starken Reduction derselben im absolut feuchten Raume (immer die günstigste Beleuchtung vorausgesetzt) ein stetiger sein, wogegen das Verhalten der Alpenpflanzen, welche bei schwächerer Transpiration stärkeres Palissadengewebe bilden, lebhaft spricht. Leichter ist bei diesen Thatsachen noch die Transpiration als Erklärungsprincip zu umgehen, als die Assimilation.

Diese Auffassung deckt sich wohl im Wesentlichen mit der von Eberdt (l. c.) ausgesprochenen. Derselbe äussert sich unter Anderem: »Nicht wo wenig transpirirt werden soll, findet man Palissadenzellen stark ausgeprägt, sondern immer dort, wo stark assimilirt und zu gleicher Zeit auch stark transpirirt wird« und »nicht weil das Blatt irgend einer Pflanze, welches vom intensivsten Sonnenlicht getroffen wird, sich vor allzu grosser Transpiration schützen will, legt es Palissadenparenchym an, sondern weil eben dies intensive Licht eine starke Assimilation und Transpiration herbeiführt«. Allerdings spricht Eberdt in der Zusammenfassung der Hauptresultate diese Anschauungen in etwas modificirter Form aus: »Die Verlängerung der Palissadenzellen, die Vermehrung ihrer Lagen

wird herbeigeführt durch das Zusammenwirken der Assimilation und Transpiration, und zwar so, dass, je inniger die beiden Factoren zusammenwirken, die Zellen um so länger, der Lagen um so mehr werden«. Also soll doch wieder die Transpiration auch die Form der assimilirenden Zellen beeinflussen? Hier weicht demnach meine Auffassung insoweit ab, dass ich die Vergrösserung und Vermehrung der Palissaden als nur durch die Assimilation verursacht ansehe. Ferner sagt Eberdt: »Das nur schwache Vorhandensein der Transpiration kann, trotz starker Assimilation, eine Deformation der Palissadenzellen in gewissem Sinne bewirken, derart, dass Lacunenbildung und Lockerung des Gewebes eintritt.« Wir fügen dem die Vermuthung hinzu, dass diese Lockerung nicht ausschliesslich wegen der verminderten Transpiration, sondern auch wegen des, jetzt ohne Gefahr durchführbaren, lebhafteren Gasaustausches erfolge.

Wir sehen somit, dass der Bau des Mesophylls bei den Blättern der Alpenpflanzen in jeder Beziehung den hohen Einfluss erkennen lässt, welchen die Assimilation auf die Ausbildung des Mesophylls ausübt.

Es erübrigt nun noch, einige andere Punkte kurz zu besprechen.

Dufour[1] und vor ihm schon Mer[2] haben die Behauptung ausgesprochen, dass die Zahl der Spaltöffnungen auf Sonnenblättern eine grössere sei als auf Schattenblättern. Das spräche direct für den Einfluss der Assimilation. Nach Dufour ist sogar dieser Unterschied auf der stärker beleuchteten Oberseite grösser, wie auf der Unterseite. Ich möchte im Anschlusse daran nochmals auf die Thatsache hinweisen, dass die Alpenflora so wenig Pflanzen mit spaltöffnungsloser Blattoberseite besitzt. Es sei hier nur auf folgende Beziehung aufmerksam gemacht.

---

[1] Dufour, Influence de la lumière sur la structure des feuilles. (Bull. de la soc. bot. d. France. 1886 u. Ann. des scienc. nat. Bot. sér. VII, 1887.)

[2] Mer, Observations sur la repartition des stomates à propos de la communication d. M. Dufour. (Bull. de la soc. bot. d. France 1886.)

Kareltschikoff (l. c.) gibt für 153 Pflanzen Zahlen der Spaltöffnungsvertheilung auf beiden Blattseiten an. Da er fast durchwegs einheimische und ganz vulgäre Feld- und Wiesenpflanzen berücksichtigt, sind seine Angaben für uns werthvoller, als die von Weiss (l. c.), welcher grossentheils Culturgewächse miteinbezieht. Die von Kareltschikoff angeführten Verhältnisszahlen zeigen allerdings grosse Verschiedenheiten. Obwohl meine Tabelle (II.) nur 78 Formen aufführt, welche beiderseits mit Spaltöffnungen versehen sind, so ergibt sich doch ein ziemlich markanter Unterschied. Wenn auch alle 163 von Kareltschikoff angeführten Species beiderseits Stomata aufweisen, so haben doch nur 20 davon, also 12 $^0/_0$, oben mehr und circa 7 $^0/_0$ beiderseits gleich viel; alle übrigen zeigen ein Überwiegen auf der Unterseite. Der von Weiss gegebenen Tabelle entnehme ich folgende Procentzahlen: Von 167 Species zeigten Stomata auf beiden Seiten circa 45 $^0/_0$, oben überwiegend nur circa 14 $^0/_0$. Vergleicht man damit die von mir gegebene Tabelle, so stellen sich die Verhältnisse, wie folgt: Spaltöffnungen auf beiden Seiten 84·8 $^0/_0$, oben mehr 39 $^0/_0$, beiderseits gleich viel 25 $^0/_0$, wobei, wie man sich überzeugen kann, die Unterschiede oft sehr beträchtlich werden. Es scheint mir immerhin beachtenswerth, dass Pflanzen mit spaltöffnungsreicher Oberseite in der Alpenflora so sehr dominiren. Es stimmt das auch sehr gut zu Dufour's genannten Beobachtungen. Vor allem wäre es interessant zu untersuchen, wie in Gattungen, welche sowohl typische Alpenpflanzen, wie auch typische Thalpflanzen in sich schliessen, die einzelnen Arten sich in dieser Beziehung verhalten. Ich kann vorläufig nur für die Gattung *Ranunculus* einige bemerkenswerthe Daten liefern:

Kareltschikoff gibt an:

für *Ranunculus*	*Cassubicus* . . .	oben	7,	unten	36		in einem bestimmten Gesichtsfelde
»	» *auricomus* . .	»	10,	»	23		
»	» *flammula*	»	46,	»	23		
»	» *polyanthemos* .	»	5,	»	76		
»	» *repens*	»	1—4,	»	45		
»	» *Ficaria*	»	10,	»	20		

Ich selbst habe für *R. bulbosus* und *acris* für die Oberseite sehr niedrige Zahlen erhalten. Bei den angeführten alpinen Arten verhält es sich folgendermassen:

Ranunculus	*pigmaeus* . . .	oben 88,	unten	109	auf den mm^2
»	*rutaefolius* . . .	» 54,	»	81	
»	*parnassifolius*	» 187,	»	85	
»	*glacialis*	» 163,	»	54	
»	*Seguieri*	» 126,	»	102	
»	*alpestris*	» 88,	»	41	
»	*Thora*	» 180,	»	60	

Wir sehen hier die alpinen Arten entschieden die Oberseite bevorzugen, und wo dies nicht der Fall ist, ist die Differenz keine sehr bedeutende. [1]

Sollten sich diese Verhältnisse weiterhin bestätigen, so wäre der Zusammenhang mit der behufs besserer Ausnützung der vorhandenen Kohlensäure nothwendig gewordenen Gascirculation unverkennbar. Ich will nur noch eines bemerken. In der Einleitung wurde die Frage aufgeworfen, ob die Alpenpflanzen auch erblich fixirte Eigenthümlichkeiten besässen, welche auch an nicht alpinem Standorte zur Ausbildung kämen. Offenbar haben wir in diesem Vorkommen der Spaltöffnungen eine solche Eigenschaft vor uns. Denn erstens wurde dasselbe

---

[1] Für die Gattung Primula gibt Widmer (Die europäischen Arten der Gattung Primula, München 1891) nicht uninteressante Angaben. Seinen Untersuchungen zufolge haben alle Arten der Untergattung *Auriculastrum,* bis auf eine Ausnahme, die Spaltöffnungen vorzüglich auf der Oberseite, bei vielen fehlen sie unterseits gänzlich. Dabei gehören, mit Ausnahme einer einzigen, alle diese Arten Gebirgsgegenden an. Die Untergattungen *Aleuritia* und *Primulastrum* bevorzugen die Unterseite und sind nur zum Theil, oder ausnahmsweise alpin.

Ich wurde übrigens auf dieses Verhalten unserer Alpenprimeln schon vor Inangriffnahme dieser Arbeit durch Herrn Professor Heinricher aufmerksam gemacht. Wir haben es hier offenbar mit einem extremen Fall von Anpassung zu thun und mögen, namentlich bei den felsenbewohnenden Arten, locale Standortsbedingungen mit im Spiele sein. Jedenfalls sind die Beziehungen ziemlich complicirter Natur. Ausserdem scheinen zuweilen in den der Epidermis anliegenden Schichten Differenzirungen stattzufinden. Da alle diese Thatsachen genügend Stoff zu einer speciellen Arbeit geben, so war es mir nicht möglich, bei diesen mehr allgemein gehaltenen Untersuchungen näher darauf einzugehen.

vielfach nur an Exemplaren aus dem hiesigen botanischen Garten constatirt, und zweitens ergaben vergleichende Zählungen an Thal- und Höhenexemplaren wenig markante Unterschiede. Wir haben es hier offenbar mit einer erblich fixirten Anpassung zu thun, bei welcher der momentane directe Einfluss nicht so zu Tage tritt.

Das Verhalten der Epidermis bietet, wie schon gesagt, wenig Anhaltspunkte. Was zunächst die Form ihrer Elemente betrifft, so haben wir gesehen, dass ein übereinstimmendes Verhalten sich von keinem Gesichtspunkte herausfinden lässt.[1]

Die Verdickung der Aussenwand und die Entwicklung der Cuticula scheint bei den wintergrünen Formen den höchsten Grad zu erreichen, namentlich sind die holzartigen unter ihnen in dieser Weise ausgezeichnet. Die letzteren sind überhaupt diejenigen, deren Repräsentanten mitunter höheren xerophilen Charakter tragen. In erster Linie *Azalea* und *Empetrum*. Was wir an diesen finden, ist: Mangel an Spaltöffnungen auf der Oberseite, Einrollung des Blattes und Trichomschutz an der Unterseite,[2] sehr starke Verdickung der Epidermisaussenwand

---

[1] Höchstens liessen sich die gefundenen Thatsachen dazu verwerthen, die Frage Haberlandt's (Physiol. Pflanzenanatomie), ob zwischen dem Vorkommen von Spaltöffnungen und dem gewellter Radialwandungen eine Correlation bestehe, derart, dass der durch die Stomata gelockerte Zusammenhalt durch die Verzahnung der Epidermiszellen wieder hergestellt werde, in verneinendem Sinne zu beantworten. Denn es kommen vielfach Stomata auf beiden Seiten zahlreich vor, wenn auch die Epidermis der Oberseite gerade, die der Unterseite gewellte Radialwände besitzt. Ja, beispielsweise bei *Trifolium alpinum*, welches oben vollkommen gerade Wände zeigt, findet sich daselbst eine überaus grosse Zahl von Spaltöffnungen, während die Unterseite äusserst arm an solchen ist. Die bewusste Beziehung dürfte daher im Allgemeinen nicht vorhanden sein. Kuntze (l. c.) kommt bezüglich der Malvaceen zu demselben Resultate.

[2] Wenn Kerner (Pflanzenleben I, S. 279) die Trichome für Cuticularfortsätze erklärt und betont, dass sie nicht als Haarbildungen aufzufassen sind, weil sie nicht hohl, sondern solid seien, so muss ich diefer Angabe widersprechen. In den meisten Fällen ist ein deutliches Lumen wahrzunehmen, und besonders bei *Empetrum* der Anschluss an die Epidermiszellen leicht zu verfolgen. Wo das Trichom solid erscheint, mag dies wohl auf einer secundären Ausfüllung des Lumens beruhen. Für die biologische Bedeutung dieser Gebilde, welche auch Kerner gleich der Blattrollung als Schutzmittel für die Spaltöffnungen auffasst, ist das übrigens nicht massgebend.

und Cuticularisirung derselben, endlich Verschleimung der Epidermiszellen an der Oberseite. Dass dies alles ein ziemlich grosses Schutzbedürfniss gegen Transpiration verräth, unterliegt keinem Zweifel. Auch ist die Erklärung sehr naheliegend. Im Sommer bei der grossen Luftfeuchtigkeit und der durch die starke Insolation bedingten hohen Bodenwärme wird auch für diese Pflanzen kaum eine Gefahr zu befürchten sein. Wohl aber im Winter und Frühling. Wenn im Frühjahre der Schnee schmilzt, oder im Winter längere schneefreie Perioden eintreten, dann werden die Blätter unter dem Einflusse der strahlenden Sonne zu lebhafter Transpiration angeregt, während die Wurzeln, namentlich bei tiefwurzelnden Gewächsen, bei der noch geringen Bodenwärme dem Wasserbedürfniss selbst in einem von Schneewasser triefenden Boden nicht gerecht zu werden vermögen.[1] Nun haben wir gesehen, dass gerade in die Winterszeit die heitersten Tage der Hochgebirgsgegenden fallen. Hier liegt also eine Gefahr, welcher diese Gewächse durch Schutzeinrichtungen vorzubeugen trachten. So erklärt sich das Vorkommen einer derberen Epidermis bei wintergrünen krautigen Pflanzen, beispielsweise bei *Soldanella alpina* und *Homogyne alpina*, während bei den holzartigen noch in Betracht kommt, dass sie tief wurzeln und die nachzuliefernden Wassermengen einen beträchtlichen Weg bis zu den Blättern zurückzulegen haben. Schimper (l. c.) erklärt in dieser Weise den Blattbau der wintergrünen Holzgewächse in temperirten Ländern und einiger Alpenpflanzen. Namentlich betont Kihlman diese Beziehungen als sehr massgebend für den anatomischen Bau vieler nordischer Gewächse.[2] Ähnliche Verhältnisse hat Göbel[3] für manche Pflanzen der südamerikanischen *Paramos* beschrieben, in welchen Fällen trotz sumpfigem wasserreichem Boden alle Charaktere von Xerophyten zu Tage

---

[1] Vergl. Breitenlohner: Der Winterbrand der Holzgewächse in den Alpen. (Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik 1885.)

[2] Kihlman, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Helsingfors 1890. Diese Arbeit war mir aber nur aus einem Referat in der »Flora« zugänglich.

[3] Göbel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Th., 1. Lfrg. Marburg 1890.

traten, weil bei der niederen Temperatur jener Höhen die Wasseraufnahme eine sehr erschwerte ist.

Der erwähnten Thatsache, dass in manchen Fällen Verschleimung der Epidermisinnenwand zu constatiren ist, dürfte in unserer Frage wohl kaum grössere Bedeutung beigemessen werden. Dass diese Einrichtung, namentlich bei *Azalea* und *Empetrum* Schutzzwecken dient, ist wohl wahrscheinlich. Für eine Beurtheilung der alpinen Flora im Allgemeinen aber können diese wenigen Fälle noch keinen Anhaltspunkt liefern.[1]

Es bleibt zum Schlusse noch die Betrachtung der obengenannten wenigen Fälle verstärkter mechanischer Structur. Wie schon hervorgehoben, sind es ausser den holzartigen gerade kleine, Polster und Rasen bildende Formen, welche hierher gehören. Wenn nun auch die Gewalt der Stürme in jenen Höhen eine bedeutende ist, so kann doch kaum angenommen werden, dass die einzelnen Organe (besonders wenn man die Kleinheit der Blätter ins Auge fasst) so gewaltigen Angriffen ausgesetzt wären, während höher gewachsene Pflanzen kein derartiges Schutzbedürfniss verrathen. Vielleicht aber dürfte gerade in der Rasenbildung der Grund dieser anatomischen Eigenart liegen, indem durch diesen Reichthum an mechanischen Fasern ein fester Zusammenhalt der ganzen Individuengruppe und durch diesen ein Festhalten der humösen Substanzen erzielt wird; dadurch mag bei felsenüberziehenden Pflanzen vielleicht erst allmälig der nöthige Boden zur Weiterentwicklung gewonnen werden.

Zusammenfassung der Resultate und Schlussfolgerungen.

Resumiren wir noch in aller Kürze das Gesagte, so ergeben sich für das Verhalten der angeführten dicotylen Alpen-

[1] Es wurde schon von verschiedenen Forschern hervorgehoben, dass die Epidermis sehr häufig Gerbstoffe enthalte. Ich will nur nebenbei bemerken, dass ich fast bei allen Species, welche ich daraufhin untersuchte, in den Epidermiszellen gerbstoffartige Substanzen vorfand und oft in sehr erheblicher Menge. Gleichzeitig erwies sich auch das Mesophyll oft reich an solchen Stoffen. In Verfolgung anderer Fragen achtete ich aber späterhin nicht weiter auf dieses Vorkommen.

pflanzen, mit ausschliesslicher Berücksichtigung sonniger Standorte, folgende Hauptpunkte:

1. Die Blätter der Alpenpflanzen zeigen in jeder Beziehung eine unverkennbare Anpassung an gesteigerte Assimilationsthätigkeit. Diese äussert sich in einer Verlängerung oder Vermehrung der Palissaden, einer im Allgemeinen lockeren Structur, einem sehr verbreiteten Vorkommen zahlreicher Spaltöffnungen an der Oberseite, gerade bei (rücksichtlich des Mesophylls) dorsiventralen Blättern und der gewöhnlich exponirten Lage der Schliesszellen.

2. Die Gründe zu der erhöhten Ausbildung des Assimilationsgewebes sind gegeben:

a) Durch die bedeutend gesteigerte Lichtintensität in den Hochgebirgen. Diese ist eine Folge sowohl der geringeren Luftdichte, als auch des geringeren Gehaltes an Wasserdampf, durch welch letzteren Umstand eine schwächere Absorption der assimilatorisch wirkenden Lichtstrahlen in der Höhe stattfindet;

b) durch die verhältnissmässig nicht unbedeutende Abnahme des absoluten Kohlensäuregehaltes der Luft mit der Seehöhe;

c) durch die stark verkürzte Vegetationszeit.

3. Die wenigen Fälle, wo Verminderung der Palissaden mit der Höhe eintritt, werden theils durch allgemein schwächenden Einfluss des Klimas, theils durch specifische Standortseigenthümlichkeiten erklärt werden können, theils mögen auch innere, in der jeweiligen Natur der Pflanze gelegene Bedingungen mitwirken.

4. Inwieweit die unter 2. genannten Factoren eine Vervollkommnung des Palissadengewebes erzielen, ist in hohem Grade abhängig davon, wieweit in der betreffenden Pflanze die Tendenz und Fähigkeit zur Palissadenbildung überhaupt hereditär gefestigt ist. In zweiter Linie ist auch die Plasticität der Species massgebend.

5. Auf Grund dieser Thatsache ist es erklärlich, dass Formen, welche schon in der Ebene eine hohe Tendenz zur Palissadenbildung (zum Beispiel theilweise Isolateralität) ver-

rathen, mit der Höhe eine grössere Vervollkommnung erfahren als Formen, bei welchen die Palissaden überhaupt schwach entwickelt sind, oder gar mangeln.

6. Die Blätter der Alpenpflanzen zeigen keine so durchgreifenden Schutzanpassungen, wie starke Transpiration solche hervorzurufen pflegt. Dies drückt sich aus: In der meist lockeren Structur des Mesophylls, in dem Mangel stärker verdickter Epidermis bei vielen Formen, vollständigem Mangel an Wassergewebe und in der meist exponirten Lage der Spaltöffnungen.

7. Das grösste Schutzbedürfniss zeigen die wintergrünen Gewächse wegen der zur Zeit der Schneeschmelze für sie erwachsenden Transpirationsgefahr. Die Anpassung findet am meisten Ausdruck in einer stärkeren Ausbildung der Epidermisaussenwand.

8. Die Gründe, weshalb die Alpenpflanzen im Allgemeinen ein geringes Schutzbedürfniss besitzen, sind: erhöhte relative Luftfeuchtigkeit und im Allgemeinen grössere Bodenfeuchtigkeit.

9. Aus der Thatsache, dass bei herabgesetzter Transpiration die Alpenblätter nicht nur keine Reduction, sondern meist eine Steigerung der Palissadenbildung zeigen, lässt sich die Überzeugung gewinnen, dass nicht die Transpiration, sondern die Assimilation in erster Linie den Bau des Mesophylls beherrsche; in der Weise, dass Zahl und Grösse der Palissaden nur von den Assimilationsverhältnissen, die Intercellularenbildung auch von den Transpirationsverhältnissen abhängig ist.

10. Bei einigen kleinen, namentlich Rasen bildenden Formen, findet sich eine starke Entwicklung des mechanischen Systems. Dieses dient hier nicht dem einzelnen Organe, sondern der ganzen Individuengruppe als Schutzmittel. Es bezweckt hier offenbar den Zusammenhalt der Colonie.

11. Die angeführten Beobachtungen bestätigen vollständig die von Bonnier bezüglich der Palissadenbildung der Alpenpflanzen ausgesprochenen Sätze, zeigen aber, dass Leist's gegentheilige Behauptungen keiner Verallgemeinerung

zugänglich sind und dass dessen Versuch, den Bau des Blattmesophylls als nur durch die Transpiration bedingt hinzustellen, aus den thatsächlichen Verhältnissen keine Berechtigung schöpfen kann.

Selbstverständlich macht die vorliegende Arbeit nicht den Anspruch, etwa die Frage des Blattbaues der Alpenpflanzen in allgemein giltiger Form gelöst zu haben. Denn dass die klimatischen Verhältnisse für alle Hochgebirgsgegenden dieselben sein sollten, wird Niemand behaupten wollen, und dass local abweichende Verschiedenheiten auch dem Blattbaue der betreffenden Flora ein anderes Gepräge verleihen können, ist gleichfalls nicht zu leugnen. Es handelte sich ja nur darum, Gesichtspunkte für die in dieser Beziehung allgemeiner sich findenden Thatsachen aufzudecken, wofür einzelne Abweichungen ja weniger in Betracht kommen. Vielleicht ist es mir selbst gegönnt, durch weitere Untersuchungen die aufgestellten Sätze zu bestätigen, oder wenn nöthig, in der geforderten Weise zu modificiren.

Tafel-Erklärung.

Sämmtliche Figuren wurden mit der Camera lucida entworfen und dann im gleichen Massstabe ausgeführt. Die Epidermis ist meist mehr schematisirt. Der Holztheil der Gefässbündel ist durch Schraffirung, der Siebtheil durch *S* bezeichnet.

Tafel I.

Fig. 1. Theil eines Blattquerschnittes von *Armeria alpina* (aus dem botan. Garten). Vergr. 230.

Fig. 2. Theil eines Blattquerschnittes von *Armeria alpina* (aus 2200 *m* Höhe), Vergr. 230.

Fig. 3. Partie aus dem Palissadengewebe der Blattoberseite von *Androsace Hausmanni* (aus 2800 *m* Höhe). Vergr. 230.

Fig. 4. Theil eines Blattquerschnittes von *Daphne striata* (aus 2200 *m* Höhe). Bei *Sch* Epidermiszellen mit verschleimter Innenmembram. Verg. 230.

Fig. 5. Theil eines Blattquerschnittes von *Helianthemum alpestre* (aus 1600 *m* Höhe). Bei *Sch.* verchleimte Epidermiszellen. Vergr. 230.

Fig. 6. Flächenansicht eines Stückes der Blattepidermis von *Helianthemum alpestre.* Vertheilung der verschleimten Epidermiszellen. Dieselben sind durch Schraffirung angedeutet. Vergr. 230.

Fig. 7. Theil eines Blattquerschnittes von *Papaver pyrenaicum* (aus dem botan. Garten). Vergr. 230.

Fig. 8. Theil eines Blattquerschnittes von *Papaver pyrenaicum* (von alpinem Standorte. Höhe nicht genauer bekannt). Vergr. 230.

Fig. 9. Theil eines Blattquerschnittes von *Erigeron uniflorus* (aus 2000 *m* Höhe). Vergr. 230.

Fig. 10. Theil eines Blattquerschnittes von *Oxytropis Halleri* (aus 2200 *m* Höhe). Vergr. 230.

Tafel II.

Fig 1, *a.* Theil eines Blattquerschnittes von *Homogyne alpina* (aus circa 1500 *m* Höhe). Vergr. 120.

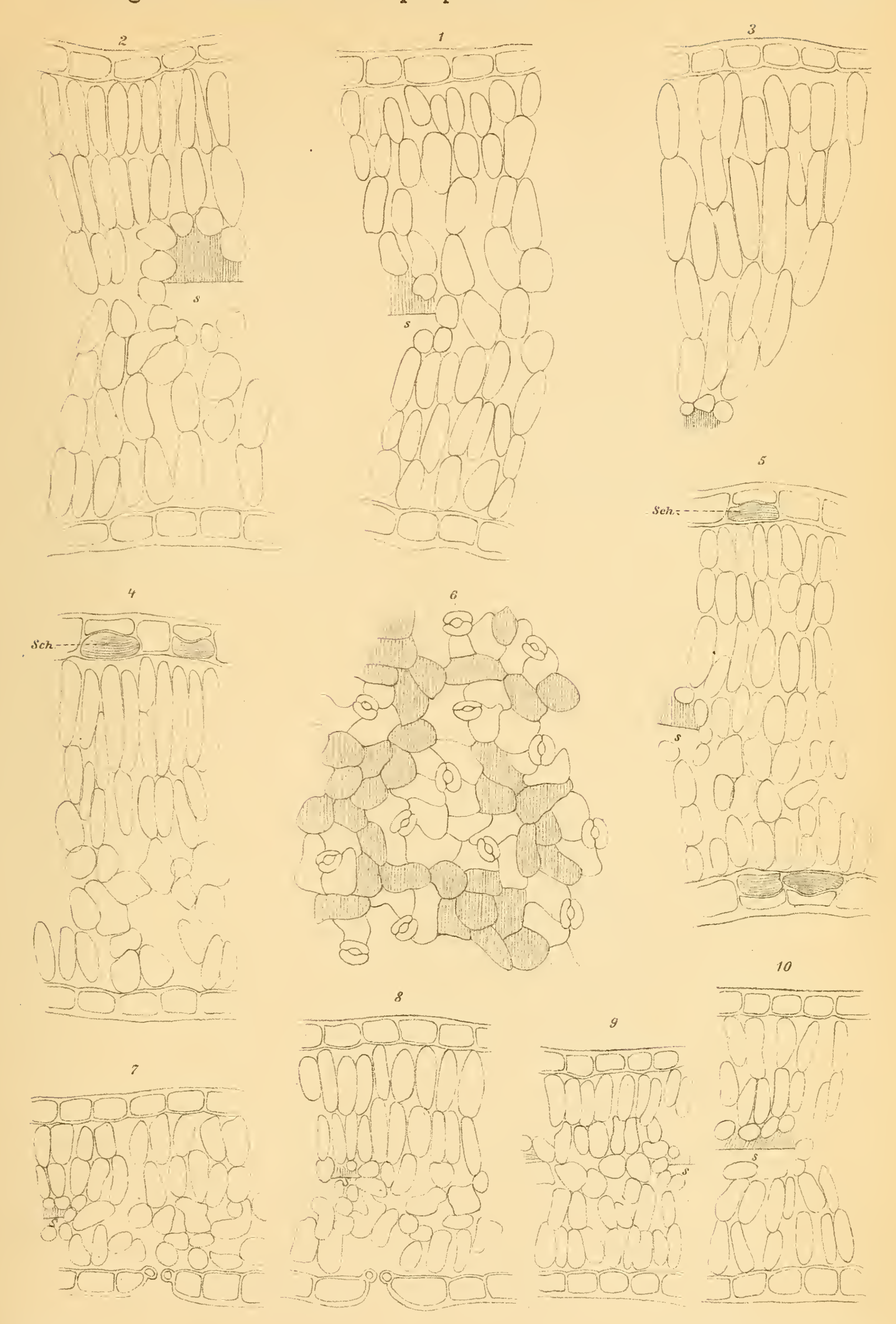
Fig. 1, *b.* Theil eines Blattquerschnittes von *Homogyne alpina* (aus circa 2200 *m* Höhe). Vergr. 120.

Fig. 2, *a,* Theil eines Blattquerschnittes von *Senecio incanus* (aus dem botan. Garten). Vergr. 230.

Fig. 2, *b.* Theil eines Blattquerschnittes von *Senecio incanus* (aus 2500 *m* Höhe). Vergr. 230.

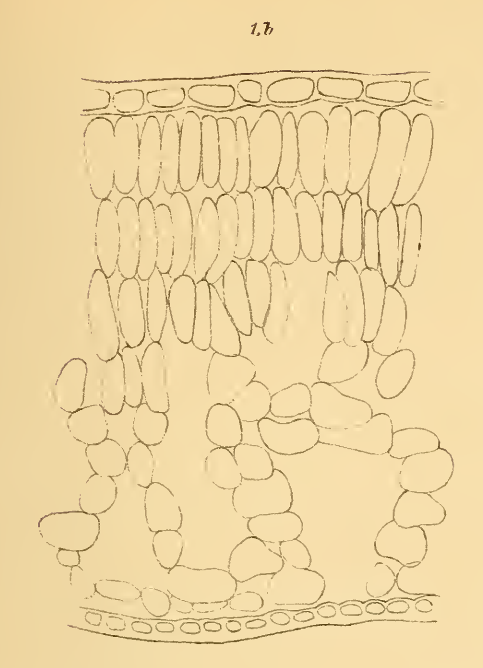
Fig. 3, *a.* Theil eines Blattquerschnittes von *Potentilla nitida* (aus dem botan. Garten). Vergr. 435.

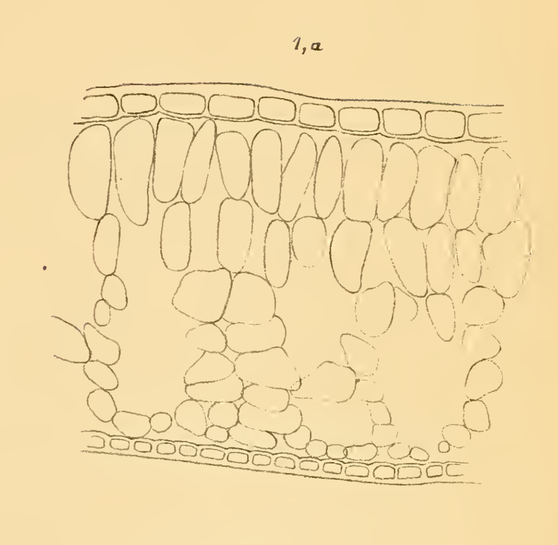
Fig. 3, *b.* Theil eines Blattquerschnittes von *Potentilla nitida* (aus 2500 *m* Höhe). Vergr. 435.

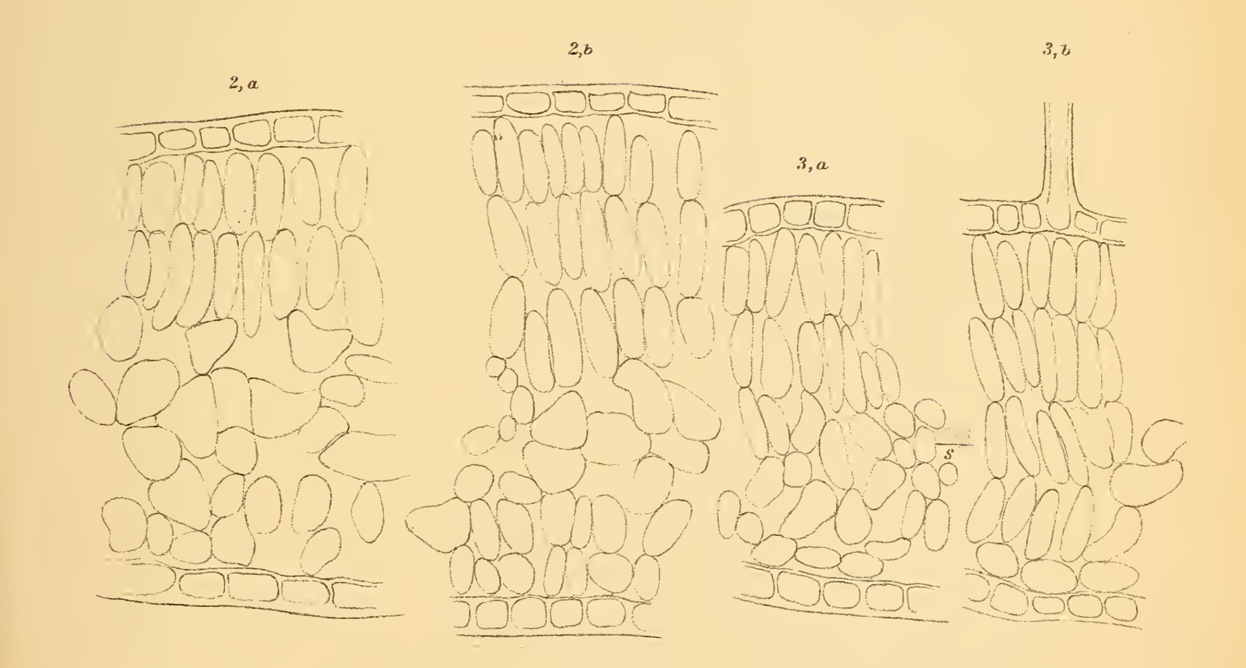


Autor delin.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.







Autor delin. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.